ORSAY
Série A
N° d'ordre
181

N° de dépôt
au Centre de documentation du C.N.R.S.
AO 7994

THÈSE

PRESENTEE

A L'UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR-INGENIEUR

par

Hassan **AZZAM**

OBSERVATIONS SUR L'APPAREIL FOLIAIRE, SUR L'ASSIMILATION ET SA REPARTITION, CHEZ TROIS HYBRIDES TRIPLOÏDES DE BETTERAVE A SUCRE, COMPARES A LEURS PARENTS DIPLOÏDES ET TETRAPLOÏDES

Soutenue le 26 Février 1973 devant la Commission d'Examen

MM.	DEMARLY	Président
	BOURDU VIERA DA SILVA VINCENT	Examinateurs

1973

ORSAY
Série A
N° d'ordre
181

N° de dépôt
au Centre de documentation du C.N.R.S.
AO 7994

THÈSE

PRESENTEE

A L'UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR-INGENIEUR

par

Hassan **AZZAM**

OBSERVATIONS SUR L'APPAREIL FOLIAIRE, SUR L'ASSIMILATION ET SA REPARTITION, CHEZ TROIS HYBRIDES TRIPLOÏDES DE BETTERAVE A SUCRE, COMPARES A LEURS PARENTS DIPLOÏDES ET TETRAPLOÏDES

Soutenue le 26 Février 1973 devant la Commission d'Examen

MM.	DEMARLY	Président
	BOURDU VIERA DA SILVA VINCENT	Examinateurs

1973

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

P L A N

		pp.
	RESUME	1
I	- INTRODUCTION : OBJECTIFS POURSUIVIS	3
II	- MATERIELS ETUDIES	10
III	- APPRECIATION DE L'ASSIMILATION DE DISQUES FOLIAIRES	12
	- Les phénomènes - Méthodes	
IV	- RESULTATS - MATERIEL 1	20
	1 - Valeurs de F =f(I) sur disques foliaires (assimilation brute)	21
	2 - Structure de l'épiderme foliaire (lot B)	23
	3 - Conclusions partielles - matériel 1.	25
V	- RESULTATS - MATERIEL 2	
	1 - Masse surfacique des feuilles	26
	2 - Tests gravimétriques d'assimilation sur disques foliaires	28
	3 - Valeurs F'=f(I) sur disques foliaires (assimilation nette), plantes de serre	29
	4 - Croissance des feuilles et phyllotaxie	30
	5 - Conclusions partielles - matériel 2	32
VI	- RESULTATS - MATERIEL 3	34
	1 - Répartition de l'assimilation nette (prélèvements en cours de végétation)	35
	2 - Répartition et fluctuation de la masse foliaire	37
	3 - Effets des traitements de défoliation et essai comparatif	40
	4 - Forme des racines	41
	5 - Conclusions partielles - matériel 3	42
VII	- DISCUSSION	42
VIII	- PERPECTIVES d'APPLICATION	59
IX	- CONCLUSIONS	60
	Bibliographie	
	ANNEXE N°1 - Figures	
	ANNEXE N°2 - Tableaux	

R E S U M E

L'obtention directe de géniteurs tétraploïdes à partir de lignées diploïdes de betterave à sucre fortement homozygotes s'est avérée impossible. Les phénomènes constatés suggèrent une nouvelle voie d'utilisation de ces souches inbreds, basée sur la tétraploidisation de F_1 hétérozygotes (fig. 2).

Des observations ont été réalisées sur trois matériels différents, constitués chacun d'un hybride triploïde comparé à ses deux parents, l'un diploïde, l'autre tétraploïde (♂). Le parent mâle stérile est soit une souche inbred (matériel 3 , hybride triploïde "deux voies"), soit une F_1 hétérozygote obtenue à partir de deux souches inbreds (matériels 1 et 2 ; hybride triploïde "trois voies"). Les observations portent essentiellement sur l'assimilation de rondelles de feuilles, sur la masse surfacique des feuilles actives, sur la répartition de l'assimilation au cours de la végétation, sur les effets de traitements continus de défoliation entrepris à trois dates successives (hybride triploïde "2 voies").

Des observations complémentaires concernent la formation et la croissance des feuilles, la structure de l'épiderme foliaire et son équipement en chloroplastes.

Les traitements de défoliation n'ont aucune incidence sur les masses de racines ou de sucre récoltées ($kg.m^{-2}$), bien que la masse verte soit diminuée de 50 à 30% pendant la quasi totalité ou une partie de la période active de croissance de la racine (tabl. 19b).

Un strict ajustement de la fonction d'assimilation sur la croissance endogène de la racine semble probable.

Le taux de croissance de la racine est normal chez l'hybride triploïde "2 voies" et chez son parent tétraploïde, mais inférieur de moitié chez le parent diploïde inbred durant *toute* la végétation.

La masse foliaire de l'inbred évolue cependant comme celle des deux parents, avec un décalage initial qui se maintient ensuite jusqu'à la récolte.

Ce décalage résulte partiellement d'une déficience anormale de la masse sèche surfacique moyenne des feuilles. L'évolution de cette masse, chez une feuille active, fait intervenir un alourdissement continu entre journées qui se superpose aux fluctuations dans les journées (réserves transitoires). La masse sèche surfacique (pour des feuilles prélevées en début de matinée) double sous l'effet dé l'alourdissement cumulatif , puis retourne chez les feuilles adultes à son niveau initial. Cet alourdissement semble pouvoir être attribué à une mobilisation de produits assimilés au

niveau des parois cellulaires ; il est minimisé chez les feuilles de l'inbred, et disparait prématurément. Les déficiences de l'inbred affecteraient simultanément la croissance endogène de la racine et les mécanismes foliaires qui participent à la mobilisation des produits de l'assimilation.

Ces mécanismes contribueraient également aux translocations : chez le matériel 2, l'alourdissement continu semble d'autant plus lent que la croissance de la racine est plus active, comme s'il y avait compétition entre la voie de mobilisation dans les feuilles d'une part, et celle des exportations d'autre part (dépendante de la croissance de la racine).

L'alourdissement continu des feuilles est totalement déficient chez les plantes élevées en serre (jours longs). Les rondelles de feuilles prélevées sur de telles plantes se révèlent par ailleurs peu réactives dans les différents tests d'assimilation réalisés (mesures directes des flux brut ou net de CO_2 absorbé, mesures gravimétriques). Une forte réactivité est assurée par une exposition préalable des plantes aux conditions naturelles (3 semaines). Des déplacements réversibles de cette réactivité sont observés à la suite de prétraitements qui augmentent la charge des feuilles en phytochrome total (fig. 27 ; expérience sur tabac). La contribution du phytochrome des feuilles aux mécanismes mobilisateurs des produits de l'assimilation peut ainsi être envisagée.

Des rondelles réactives prélevées sur plantes élevées en champ (feuilles en voie d'alourdissement, placées à l'obscurité pour épuiser les réserves mobilisables) ont un comportement identique sous de fortes intensités lumineuses (tests gravimétriques).La prise de poids (par cm2 de feuilles) est uniforme pendant plus de 24 h. ; son taux (par cm2 de feuilles) est proportionnel à la masse sèche surfacique initiale, suivant un coefficient non variétal (environ 2 $\%.h^{-1}$) Chez des feuilles en début d'alourdissement, cette masse sèche initiale varie inversement aux dimensions des cellules (tabl. 11), comme si elle était proportionnele à la masse de parois cellulaires. Dans des tests analogues (blé), la prise de poids s'accompagne d'une accumulation uniforme d'amidon et de sucres solubles, alors que la masse azotée ne varie pas ; l'accumulation de réserves transitoires ne rend compte toutefois que du 1/5ème de la prise de poids.

Tous ces éléments suggèrent que la fonction d'assimilation est limitée chez des fragments par la mobilisation terminale de produits au niveau des parois. Cette mobilisation serait de même nature que celle qui assure l'alourdissement des feuilles actives chez les plantes entières, mais son taux serait porté à sa limite optimale en raison de la suppression des translocations. L'appréciation de cette limite, étroitement liée à la capacité de stockage de ces produits finaux (masse surfacique initiale), n'offre pas d'intérêt particulier.

L'ajustement de la fonction d'assimilation sur les voies de mobilisation des produits, qui se manifeste sur plantes entières comme chez des fragments, admet notamment les conséquences suivantes :

- les aptitudes de rendement doivent doivent être recherchées au niveau des mécanismes modulateurs de la croissance;
- la fonction d'assimilation serait partiellement découplée de la fonction photosynthétique.

Ces deux aspects sont discutés.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548019_0021

I - INTRODUCTION : OBJECTIFS POURSUIVIS

La betterave à sucre est sensible à l'inbreeding ; il est cependant possible d'obtenir des *lignées diploïdes homozygotes* de fertilité variable, mais surtout déficientes quant à la croissance de la racine. Le laboratoire d'amélioration de la betterave de l'INRA possède une dizaine de telles lignées, en l'état de souches mâle-fertiles et de leurs homologues isogéniques male-stériles (facteur cytoplasmique s associé à deux couples d'allèles récessifs : type O de OWEN). Un problème actuel est d'expérimenter les méthodes qui permettraient de créér des variétés polyploïdes à haut rendement à partir d'un matériel diploïde inbred plus diversifié.

Les *lignées inbreds* existantes dérivent de 7 à 8 croisements en retour sur cytoplasme male-stérile, entrepris sur du matériel diploïde en 3ème génération d'autofécondation. Depuis ce moment, la sélection généalogique est poursuivie dans les descendances d'autofécondation (forme, poids et teneur en sucre de la racine), et complétée dans les descendances correspondantes à cytoplasme male-stérile par une sélection pour la stérilité. Les deux séries évoluent ainsi conjointement vers l'homozygotie et vers une isogénie mutuelle. L'homozygotie et l'isogénie peuvent être considérés comme pratiquement réalisées après 7 ou 8 cycles de sélection. Le dispositif généalogique est cependant perpétué pour parfaire l'homozygotie.

Aux côtés de ce matériel, *des pollinisateurs tétraploïdes* ont été créés à partir de familles issues de croisements frères-soeurs.

Ces familles proviennent d'une sélection "frères-soeurs" par la méthode des couples, exercée à partir de variétés populations d'origines variées. A chaque génération, un choix d'environ 20 plantes effectué dans une descendance de couple sélectionnée, permet la constitution de nouveaux couples, etc.... Cette sélection par couples effectuée notamment d'après le poids, la forme et la teneur en sucre de la racine est poursuivie pendant 4 à 6 générations, jusqu'à obtenir une homogénéité suffisante pour les caractères sélectionnés. Chaque famille ainsi créée est ensuite maintenue par voie d'isolement de 20 plantes (récolte en mélange de l'isolement et sélection massale).

Ce matériel diversifié est utilisé aussi bien pour la création de lignées homozygotes (ci-dessus, sélection généalogique en autofécondation) que pour celle de familles tétraploïdes.

La ploïdisation intervient sur des familles maintenues en sélection massale depuis 6 à 10 générations. Le traitement, effectué sur 100 à 200 graines, conduit à des plantes présumées tétraploïdes qui sont appariées par couples. Suivant les couples, les descendances sont totalement diploïdes, totalement tétraploïdes, ou comportent des proportions variables d'individus diploïdes, triploïdes ou tétraploïdes. De nouveaux couples sont

constitués avec l'ensemble des plantes tétraploïdes. Après vérification de la constitution génétique des descendances (dénombrement des chromosomes sur pointes de racine), seules les graines issues de familles totalement tétraploïdes sont retenues, et *mélangées*. La famille tétraploïde est ensuite maintenues par sélection massale continue (sélection d'environ 20 plantes à chaque génération)

Les souches actuelles sont issues de la 4ème ou de la 5ème génération de cette dernière phase conservatrice.

La méthode "frère-soeur" élève lentement le niveau général d'homozygotie, mais tend à conserver l'hétérozygotie nécessaire au niveau des interactions impliquées dans l'hétérosis. Cette hétérogénéité est en partie fixée par la ploïdisation qui aboutit à des formules dutype X^2,X'^2 la similitude des génomes X et X' étant fortement minimisée pour les gènes qui contribuent à l'hétérosis. En ce cas, toutefois, les génomes X et X' ne sont définis qu'au niveau de populations de plantes, et non de plantes individuelles.

Le Laboratoire de l'INRA se préoccupe d'augmenter le nombre de ces géniteurs diploïdes et tétraploïdes, homozygotes ou partiellement homozygotes, mais aussi d'expérimenter leur utilisation pour la création *d'hybrides triploïdes*. Les hybrides réalisés appartiennent à deux formules, suivant la nature du parent maternel :

- hybrides "deux voies" (formule A) : le parent ♀ est une lignée diploïde inbred (mâle stérile)
- hybrides "trois voies" (formule B) : le parent ♀ est une F_1 hétérozygote mâle stérile, issue du croisement de deux lignées inbreds; ces F_1 sont choisies d'après leur rendement (recherche d'un hétérosis optimal).

Un autre objectif du laboratoire a été la création de géniteurs tétraploïdes à forte homozygotie (A^4, ...) à partir du matériel diploïde le plus homozygoté (lignées A^2, ...)

Dans le cadre de cette activité, Messieurs DEMARLY et LABY nous ont proposé d'étudier les deux aspects suivants :

1° *Création de formules polyploïdes balancées* , telles que :

tétraploïdes tétragénomiques (ABCD, ...)

triploïdes trigénomiques (ABC, ...)

De telles formules sont en effet susceptibles d'optimiser l'hétérosis. Cette optimisation pourrait être testée par comparaison avec des formules moins balencées (A^2BC, ... ; A^2B, ... ; etc ...)

De telles comparaisons seraient d'autant plus fructueuses qu'elles pourraient être étendues à des *aptitudes physiologiques mesurables* présentant une relation avec le rendement.

2° *Valeurs de tests d'assimilation sur disques folaires,* pour une appréciation des aptitudes variétales.

L'assimilation nette étant assurée essentiellement - ou totalement - par les feuilles, une préoccupation actuelle est de rechercher des tests ponctuels de sélection au niveau des *aptitudes photosynthétiques des feuilles.* De tels tests doivent être rapides et susceptibles d'être réalisés au laboratoire sur un matériel étendu, pour être exploitables en sélection. Leur recherche est ainsi orientée sur les réponses de *fragments détachés de feuilles,* exposés à la lumière dans des conditions déterminées.

Nous nous sommes associés à cette recherche, avec l'appui des laboratoires de physiologie et de bioclimatologie du C.N.R.A. La betterave constitue à cet égard un matériel de choix, puisque la période de culture coïncide avec la phase végétative : l'assimilation est exclusivement foliaire (absence de tige).

L'objectif escompté suppose cependant l'existence d'une relation quelconque entre les réponses de fragments détachés et l'activité effective des feuilles chez la plante entière. Une telle relation n'est pas évidente : des fragments constituent un système biologique très particulier, dans lequel les produits de l'assimilation nette ne peuvent être que stockés, sans être exportés.

Une autre condition, pour que de tels tests apportent une information utile, est évidemment que les aptitudes photosynthétiques des feuilles soient effectivement un élément limitant de l'assimilation nette, chez les plantes entières.

Par ailleurs, dans le but de préciser des effets généralement attribués à la ploïdie, des observations relatives à la *structure de l'appareil foliaire* (vitesses de formation et de croissance des feuilles, phyllotaxie, dimensions des cellules, dénombrement des chloroplastes ...) ont été effectuées sur deux hybrides triploïdes de formule "trois voies" comparés à leurs parents eux-même hétérozygotes, c'est-à-dire sur deux séries choisies pour les rendements élevés et

comparables de leurs constituants : les niveaux d'hétérosis peuvent en ce cas être considérés comme voisins.

Certaines de ces observations, relatives au poids des feuilles actives par cm^2 (*poids surfacique*) peuvent être confrontées au comportement de disques foliaires isolés : elles ont été étendues à une 3ème série (hybride triploïde "deux voies" et ses parents), pour laquelle le parent diploïde est une lignée inbred.

Les deux principaux thèmes poursuivis ont buté sur des obstacles majeurs, mais qui comportent en eux-mêmes des enseignements utiles.

1° La *création de formules polyploïdes balancées* (ABCD, ABC, ...) repose sur l'obtention de formules A^2B^2 (tétraploïdes digénomiques). Les formules recherchées découleraient du croisement de ces géniteurs entre eux, ou avec des lignées diploïdes homozygotes non apparentées (C^2, D^2, ...)

Initialement, la création des 4n digénomiques a été fondée sur le croisement de tétraploïdes homozygotes (A^4, B^4, ...) ; une exigence préalable est de disposer de tels tétraploïdes, obstacle qui s'est avéré impossible à franchir.

Les tentatives conduites à 3 reprises sur 5 des lignées diploïdes les plus homozygotes ont bien permis d'obtenir des chimères comportant des rameaux à épiderme tétraploïde. Toutefois, les tissus tendent à retourner à l'état diploïde ; de plus, la faible fraction de rameaux à épiderme tétraploïde qui subsiste à la floraison est surtout composée de rameaux totalement stériles, tandis que les rameaux fertiles ne produisent que des descendants diploïdes.

Les observations relatives à deux de ces tentatives de ploïdisation sont rapportées ci-dessous (lignées en 8ème et 9ème année d'autofécondation). Le retour de l'épiderme à l'état diploïde s'observe durant la phase végétative (différences entre les colonnes 2 et 3) et plus encore durant toute la phase reproductive (différences entre les colonnes 5 et 3). Cette continuité du phénomène ne peut guère s'expliquer seulement par une compétition entre tissus tétraploïdes et diploïdes : l'intervention de réductions en mitoses est probable.

Tentatives de ploïdisation de lignées diploïdes homozygotes

Lignées diploïdes homozygotes	glomérules traités	réactions hypocotylaires	épiderme tétraploïde (hampe florale)			plantes autofécondées	plantes fertiles	état somatique des descendances
			début de montée	avant-dernier étage foliaire	dernier étage foliaire			
	1	2	3	4	5	6	7	8
G 8ème année d'autofécondation	258	243	184	84	71	70	27	diploïde (totalité)
J 9ème année d'autofécondation	890	638	456	18	14	13	2	diploïde (totalité)
Conclusions	Retour continu à l'état diploïde (probabilité de réductions somatiques)					inviabilité des gamètes issus des assises LII tétraploïdes subsistantes		les plantules ne proviennent que de gamètes haploïdes (assises LII diploïdes)

1 - nombre de glomérules traités (trempage dans une solution de colchicine)
2 - nombre de plantules présentant une réaction (épaississement de l'hypocotyle ...) ; après une vernalisation de 2mois, ces plantules sont repiquées en chassis (4 à 6 feuilles)
3,4,5 - contrôles successifs sur épiderme foliaire (dénombrements des chloroplastes dans les stomates)
6 - nombre de plantes autofécondées, après élimination des rameaux à épiderme diploïde (le plus souvent, 1 seul rameau conservé par plante)
7 - nombre de plantes ayant donné des graines
8 - contrôles étendus sur épiderme foliaire (dénombrements de chloroplastes dans les stomates) vérifiés par sondages sur pointes de racines (dénombrements de chromosomes)

La fréquence élevée de rameaux entièrement stériles, très anormale, et la constitution uniquement diploïde des descendances des rameaux fertiles, n'ont guère qu'une explication possible : l'assise LII génératrice des gamètes, est tétraploïde pour la première classe de rameaux et diploïde pour la seconde. Les gamètes issus d'une assise LII tétraploïde, en ce cas, sont inviables.

Cette impossibilité de créer des autotétraploïdes à partir de lignées diploïdes homozygotes, ou relativement homozygotes (le seul résultat positif enregistré concerne du matériel en 3ème année d'autofécondation seulement ...) signifie évidemment que le matériel tétraploïde existant est fortement hétérozygote, bien qu'issu d'une sélection "frères-soeurs" prolongée. Une suggestion s'impose cependant : *créer des autotétraploïdes à partir de F_1 diploïdes hétérozygotes*, issues du croisement de lignées inbreds.

L'inviabilité des gamètes issus de tissus tétraploïdes, au delà d'un certain degré d'homozygotie, implique un comportement méiotique anormal (formation de tétravalents stables). Inversement, chez les autotétraploïdes fertiles obtenus à partir de matériel diploïde hétérozygote, les associations en méiose sont fonctionnelles : elles doivent correspondre à des bivalents ou à des couples préférentiels de bivalents faiblement associés en tétravalents.

On peut espérer que la fréquence des bivalents augmentera en fonction de l'hétérozygotie du matériel de départ (génotype diploïde traité à la colchicine). Autrement dit, le comportement d'un autotétraploïde issu d'une F_1 diploïde hétérozygote AB (lignées parentales A^2 et B^2 homozygotes), serait d'autant plus proche de celui d'un allotétraploide que les génomes A et B sont plus différents (production d'une seule classe de gamètes , AB).

Ceci permet d'envisager de *créer les formules tétraploïdes digénomiques A^2B^2 à partir de F_1 hétérozygotes AB*. (états mâle stérile et mâle fertile). Une seule étape permet ensuite d'obtenir les formules balancées (ABCD, ABC, ...). Ce programme permet d'abord de vérifier sur un plan pratique ce qui constitue son exigence majeure : une *relative uniformité des gamètes chez les autotétraploïdes digénomiques stricts.*

On retiendra surtout deux points, en supposant que cette exigence s'avère suffisamment satisfaite.

Les génomes des lignées diploïdes inbreds pourraient être transposés dans des structures tétraploïdes stables (A^2B^2), correspondant à des plantes vigoureuses (hétérosis restauré). Il est certain que la faible vigueur du matériel inbred est un obstacle important qui se trouverait effacé. Si l'effet d'hétérosis était effectivement amplifié chez des tétragénomiques ABCD, l'effort initial de sélection pourrait être orienté vers la création de souches diploïdes inbreds, accompagnée d'une transposition systématique en combinaisons tétraploïdes digénomiques.

2° - Les *tests d'assimilation sur fragments de feuilles* isolés confirment que les modalités de l'assimilation diffèrent trop de celles de feuilles rattachées à la plante, pour que de tels tests soient exploitables en sélection : le taux de l'assimilation dépend dans une large mesure de la capacité de stockage des fragments, et seulement de cette capacité sous une lumière de forte intensité ; cette capacité est proportionnelle non à la surface ou au volume des fragments, mais à leur poids initial (M.S.) ; ce poids est lui-même aléatoire.

Bien plus, des traitements continus de défoliation qui diminuent de moitié la masse foliaire n'ont d'incidence ni sur la croissance de la racine, ni sur le rendement en sucre (expérimentation conduite sur un hybride triploïde "deux voies", de rendement élevé). Tout se passe comme si *la fonction assimilatrice foliaire était constamment capable de s'ajuster à la consommation liée à la croissance,* sans que les mécanismes concernés dans cet ajustement introduisent une "résistance" discernable.

Ce n'est donc pas dans les propriétés ou le fonctionnement de la source photosynthétique qu'il faut rechercher des aptitudes déterminantes du rendement chez la betterave, mais dans les mécanismes qui gouvernent l'utilisation et la répartition des produits de la photosynthèse. Le développement de la masse foliaire est cependant l'un des aspects de la croissance : il exprime une vigueur générale de la plante susceptible de se manifester dans la croissance de la racine, mais il peut aussi concurrencer partiellement celle-ci.

Les informations relatives à la croissance des feuilles, à l'évolution de leur poids, à leur structure (dimensions des cellules, équipement en chloroplastes) sont ainsi difficiles à exploiter, mais d'intérêt secondaire. Compte-tenu du matériel étudié, elles permettent cependant de discerner des effets qui répondent plus particulièrement à la ploïdie ou à l'hétérosis. Une déficience du potentiel photosynthétique semble ainsi intervenir chez une lignée inbred.

Des précisions quant au comportement agronomique des matériels étudiés et aux principes des tests d'assimilation sur fragments de feuilles sont d'abord présentées ; les observations sont ensuite rapportées successivement pour chacun de ces matériels.

II - MATERIELS ETUDIES (fig. 1 ; tabl. 1 et 2)

Chaque matériel comprend un hybride triploïde (3n) et ses deux parents : une F_1 ou une lignée diploïdes (2n) mâle-stériles, et un pollinisateur tétraploïde (4n).

Le parent diploïde est une F_1 hétérozygote pour les deux premiers matériels (produite par croisement de deux lignées inbreds) mais une lignée inbred pour le 3ème matériel : les hybrides triploïdes sont ainsi de formules *"trois voies"* ou *"deux voies"* (fig. 1) (+)

Les performances agronomiques, appréciées sur les bases d'un ou deux essais comparatifs, sont indiquées sur le tableau 2. Pour l'essai de 1968 (matériel 1), les teneurs en sucre ont été minimisées par une attaque tardive de jaunisse et de Cercospora.

Les éléments du tableau 2 sont compatibles avec l'ensemble des résultats obtenus sur des matériels analogues.

a) Dans les *séries "trois voies"* (parent 2n hétérozygote), les *classements de rangs* pour la récolte en poids de racine (T/ha, matière fraîche) mettent en évidence une supériorité significative des polyploïdes, mais aussi des 3n vis-à-vis des 4n à l'intérieur des séries. A l'inverse, la teneur en sucre est constamment supérieure pour les 2n. Pour le rendement en sucre, le classement de rang dans les séries s'établit en définitive dans l'ordre $2n < 4n < 3n$

Dans les comparaisons par essai, entre-constituants d'une même série, les différences en poids de racine sont parfois significatives (tabl.2 , cas du matériel 2) ; le fléchissement de la teneur en sucre chez les polyploïdes par rapport aux constituants 2n, est presque toujours significatif (de l'ordre de 7 à 14%, pour une précision moyenne de 3 à 4% ; ibid) ; des différences significatives quant au rendement en sucre sont exceptionnelles (aucune n'est enregistrée sur le tabl. 2, pour les deux matériels).

Dans l'ensemble, on retiendra que la polyploïdie tend à augmenter les dimensions de la racine, mais au détriment de la teneur en sucre ; la supériorité des hybrides 3n par rapport aux parents 4n peut être attribuée à un hétérosis plus important ; chez les F_1 diploïdes hétérozygotes, l'hétérosis suffit à assurer un rendement normal qui est comparable à celui des hybrides 3n, bien que dans l'ensemble significativement inférieur.

(+) Pour les références d'identité, cf tableau 1

La résultante des effets antagonistes de la ploïdie, sur les dimensions des racines et la teneur en sucre, semble ainsi correspondre à un gain faible mais réel quant au rendement en sucre.

b) Dans les *séries "deux voies"*, la même supériorité d'ensemble des hybrides 3n par rapport aux parents 4n se manifeste ; l'état inbred des parents 2n entraine, par contre, une déficience considérable du poids de racine récolté, ainsi qu'un fléchissement de la teneur en sucre qui devient comparable à celle des polyploïdes.

Cette situation se manifeste pour le matériel 3 (tabl. 2 et 20) : le rendement en sucre du 2n n'atteint que la moitié environ de celui des polyploïdes. Pour l'essai de 1972, une déperdition anormale de matière séche est intervenue, sous l'effet de la sécheresse" pendant les 20 jours qui précèdent la récolte . L'hybride 3n a été plus affecté que le 4n par cette combustion tardive. Si l'on se réfère au classement observé au 20 septembre, confirmé par celui de prélèvements antérieurs (fig.21), on peut conclure à un comportement analogue du 3n et du 4n pour cette année. Par contre, en 1971, sous des conditions plus favorables (rendements plus élevés) la supériorité du 3n est significative (tabl. 2 , rendements en sucre).

On retiendra que l'effet d'inbreeding du parent 2n est effacé chez l'hybride 3n. Les performances des hybrides "deux voies" sont ainsi comparables à celles des hybrides "trois voies". Une caractéristique des premiers, qui pourrait être exploitée à leur avantage, est leur parfaite homogénéité (le génome maternel entre en ségrégation chez les seconds). La déficience des lignées inbreds est cependant un obstacle majeur quant à une production commerciale d'hybrides "deux voies" (faible fertilité).

Le travail a été entrepris à Versailles (matériel 1, campagne 1970) et poursuivi à Dijon (matériels 2 et 3, campagnes 1971 et 1972), dans le cadre du laboratoire d'amélioration de la betterave dirigé par Monsieur LABY avec l'aide constante de Monsieur DENIZOT. Pour toutes les mesures relatives à l'assimilation nette, nous avons bénéficié de l'appui successif des laboratoires de "physiologie de la photosynthèse" (Versailles) et de "croissance et développement" (Dijon) ; à cet égard, nos remerciements vont à Messieurs COSTES et GAUDILLERE (Versailles), Mademoiselle SUTY, Madame FARCY, Monsieur VINCENT (Dijon) Messieurs BALDY et CHARTIER (station centrale de bioclimatologie, Versailles), Messieurs DULIEU, TOUVIN , DOMMERGUES (laboratoire de mutagenèse, Dijon), Monsieur PICARD (Station d'Amélioration des Plantes, Dijon) nous ont également aidé de leurs conseils. Nos remerciements vont également à Melle DOUARD et Madame DAUMONT pour les travaux de secrétariat.

Nous remercions tout particulièrement Monsieur DEMARLY qui est à l'origine de ce travail, pour les conseils attentifs et bienveillants qu'il nous a constamment prodigués.

III - APPRECIATION DE L'ASSIMILATION DE DISQUES FOLIAIRES

Il s'agit de mesures directes de *l'assimilation brute* en chambre d'assimilation (matériel 1), ou de mesures gravimétriques de *l'assimilation nette* (matériels 2 et 3). Des mesures complémentaires de *l'assimilation nette (+)* ont été réalisées par Ph. CHARTIER sur le matériel 2 (bioclimatologie, Versailles). Toutes ces mesures sont conduites sur des rondelles, prélevées sur des plantes élevées, soit en serre (mesures en chambre d'assimilation), soit en milieu naturel (mesures gravimétriques). Elles appellent quelques commentaires quant aux phénomènes étudiés et aux méthodes utilisées.

Les phénomènes

assimilation brute

On désigne communément par F le *flux brut de CO_2 absorbé*. Les courbes F = f (I) débutent par une partie linéaire qui se poursuit jusqu'à un palier de saturation correspondant à une *intensité* Fig.3a I_s (fig. 3a). La valeur de I_s varie suivant les conditions, l'âge des feuilles, les espèces .... ; à 20-25°C, elle est de l'ordre de 50 à 80 $w.m^{-2}$ pour des jeunes feuilles actives.

Pendant ce régime linéaire, la photoexcitation des *trappes* des systèmes chlorophylliens est considérée comme le phénomène limitant de l'assimilation (activation des transports d'électrons). Le *rendement photosynthétique* (tg α) s'avère toutefois pratiquement indépendant de la longueur d'onde, pour une large bande spectrale (PICKETT & al, 1966).

L'incorporation de CO^2 ne mesure en réalité que la part du pouvoir assimilateur développé dans les chloroplastes - sous l'effet des transports d'électrons - qui est utilisée au profit de l'assimilation. Cette part dépend elle-même de la température (réactions "obscures" du cycle de CALVIN, non photochimiques).

Le dégagement d'oxygène permet une appréciation directe de l'activité des photosystèmes (transports d'électrons). Le rendement photosynthétique, ainsi apprécié, est effectivement indépendant de la température aux faibles intensités ($I < I_s$), mais la valeur critique I_s et le niveau correspondant du palier de saturation progres-Fig.3b sent avec la température (fig. 3b). L'ensemble des *"courbes d'intensité"* obtenues à diverses températures forme ainsi une famille d'hyperboles (déplacement de I_s).

(+) *chambre close à circulation d'air rapide, munie d'un contrôle simultané des débits et des teneurs en CO_2 à l'entrée et à la sortie (analyseur à infra-rouge).*

La notion *"d'intensité saturante"* (I_s) est ainsi relative. Elle signifie seulement qu'au delà d'un certain régime d'excitation des photosystèmes, variable suivent les conditions, de nouveaux phénomènes deviennent à leur tour limitants du rendement photosynthétique ; ces phénomènes dépendent d'une variété de facteurs, dont la température : la valeur de I_s et le rendement correspondant dépendent de ces facteurs.

Le palier de l'assimilation brute est souvent strict ; dans des courbes comme celle de la fig. 3a, le régime d'équilibre qui s'établit au delà de I_s manifeste toutefois une réponse résiduelle du rendement photosynthétique vis-à-vis de l'intensité lumineuse, capable de subsister à des intensités considérables (très supérieures à I_s) ; tout se passe comme si les phénomènes limitants étaient en ce cas sensibles à un photosystème de lointaine saturation.

assimilation nette

Les mesures portent soit sur *l'appréciation directe* (chambres d'assimilation) du bilan entre le CO_2 absorbé et le CO_2 *dégagé* par des feuilles ou par des fragments de feuilles, soit sur une *appréciation gravimétrique* de l'assimilation dans le cas de fragments isolés (prise de poids, M.S.)

Chez les espèces dites en C_3 (la plupart des plantes des climats tempérés), pour lesquelles la réduction du carbone n'est assurée que par le cycle de Calvin, le dégagement de CO_2 par les organes chlorophylliens est essentiellement *assuré par les chloroplastes (photorespiration) (+)* avec la participation des glyoxysomes contigus aux chloroplastes). Ce dégagement augmente en fonction de l'intensité lumineuse, si la circulation de l'air dans la chambre est suffisamment active, mais aussi en fonction de la température (HEW & al, 1969 a et b). Les courbes F' = f (I), F' étant le *flux résultant* de CO_2 absorbé, comportent ainsi trois parties (fig. 3c).

1° - Aux *très faibles intensités* , le bilan est négatif, les feuilles ou les fragments de feuilles dégagent plus de CO_2 qu'ils n'en absorbent : les fragments isolés perdent du poids dans les tests gravimétriques.

Cette réponse est supprimée chez les espèces dites en C4 comme le maïs, pour lesquelles des produits primaires de la photosynthèse sont des acides en C_4 (carboxylation du phosphoenolpyruvate); chez de telles plantes, la photorespiration est négligeable.

2° - *Au-delà du "point de compensation"* (++) (bilan du CO^2 nul), et jusqu'à la limite de saturation S, la réponse à l'intensité lumineuse est approximativement linéaire,

---

(+) *cf. monographie de GOLDSWORTHY (1970)*

(++) *Le point de compensation est habituellement défini pour des expériences ou la variable limitante est la concentration de CO_2, et non l'intensité lumineuse.*

$F' \neq tg\alpha' (I - I_\gamma)$ F' = flux net de CO_2 incorporé

3° - Pour des *intensités supérieures à la valeur critique* I_ε le taux de l'assimilation nette peut se stabiliser plus ou moins brutalement, ou décliner prématurément. La stabilisation peut elle-même manifester la réponse résiduelle de lointaine saturation à l'intensité (fig. 5).

Le déclin est généralement attribué à une diminution de l'activité des photosystèmes(photodégradation) ; il se manifeste notamment dans les mesures effectuées par Ph. CHARTIER (fig. 13, cas de disques foliaires prélevés sur *plantes de serre)*.

Chez des feuilles réactives (capables de supporter de fortes intensités sans déclin de leur activité), le taux d'équilibre de l'assimilation nette aux fortes intensités dépend en définitive de nombreux facteurs, tant externes (température, circulation de l'air ..), qu'internes (notamment hormonaux, ...).

a) Chez diverses dicotylédones, pour des mesures conduites sur des feuilles attachées, ce taux d'équilibre est optimal vers 20°C ; il décline au delà de 25°C (HEWS & al, 1969a).

b) Chez le haricot, une pulvérisation d'auxine détermine une impulsion de l'assimilation nette chez la feuille traitée (TURNER & LL, 1965) ; l'effet est minime aux faibles intensités, mais considérable aux fortes intensités (déplacement de I_s, en réalité) ; il ne concerne ni les réactions photochimiques, ni la diffusion de CO_2 (l'assimilation de feuilles non traitées ne répond pas à une augmentation de la concentration en CO_2, au delà de la concentration normale de .03%), mais *l'efficience des réactions obscures* (cycle de CALVIN).

Une impulsion analogue s'observe lors de la levée de dormance du bourgeon axillaire de la feuille (ibid) ; toutefois, l'assimilation nette de la feuille n'est pas influencée par une variété de conditions imposées au reste de la plante.

c) Chez le blé, au stade de l'épiaison où l'alimentation de l'épi dépend essentiellement de l'activité photosynthétique des deux dernières feuilles et des glumes, la suppression ou l'inhibition de la respiration dans l'une de ces parties entraîne une promotion de la respiration dans les autres parties (KING & al, 1967) ; de plus, l'inhibition de la respiration chez l'organe d'utilisation (injection de cyanure dans l'épi), provoque un déclin de la photosynthèse observé au niveau de la dernière feuille ....

d) Chez la betterave, l'activité photosynthétique de la plante *dépend* directement de la croissance de la racine (HUMPHRIES & FRENCH, 1969 a et b) ; la photosynthèse de feuilles d'épinard greffées sur racines de betterave est augmentée par rapport

aux témoins greffés sur leurs propres racines (THORNE & EVANS, 1964).

Ces observations, ainsi que de nombreuses autres rappelées par NEALES & INCOLL (1968), ont conduit à la conception d'un contrôle en retour de la fonction d'assimilation d'une feuille, dépendant de la concentration de produits de l'assimilation. Tout se passe en définitive comme si *la fonction d'assimilation chez des plantes entières, était constamment maintenue à un niveau très inférieur à ses potentialités (ibid).*

La question est donc d'apprécier dans quelle mesure ces mécanismes retirent le contrôle effectif de la fonction d'assimilation aux aptitudes et à l'étendue de la source (les feuilles), pour le porter au niveau de l'activité des régions de consommation. La betterave est particulièrement adaptée à un tel examen. *Si la croissance de la racine n'est pas modifiée par des traitements massifs de défoliations, on pourra conclure avec certitude que cet ajustement sur la "demande" est strict.*

Méthodes

Nous avons fait appel à deux méthodes, pour mesurer l'assimilation brute ou l'assimilation nette de disques foliaires.

- *méthode directe* (assimilation brute), basée sur la quantité de CO_2 marqué absorbé par des disques en 10', pour diverses intensités lumineuses.

- *méthode indirecte* (assimilation nette), basée sur la prise de poids (M.S.) pendant un éclairement prolongé sous une in tensité élevée (lumière incandescente ; 95 $w.m^{-2}$ au niveau des disques, soit 14.000 lux).

La *méthode directe* a été appliquée sur le matériel au moyen d'une chambre d'assimilation mise à notre disposition par Monsieur COSTES (Physiologie Végétale, Versailles).

La chambre d'assimilation que nous avons utilisée comprend 6 microcompartiments dans lesquels une circulation fermée peut être établie. Le contrôle de la température est assuré par immersion de la chambre dans un bain thermostaté.

Six disques foliaires (Ø = 24mm) sont placés dans chaque compartiment et recouverts d'un filtre neutre. Le flux incident variable suivant le filtre utilisé, est mesuré pour chacun d'eux avant chaque expérience (spectroradiomètre ISCO).

Les feuilles sont prélevées en début de matinée, mises 1/2 h. à l'obscurité pour épuiser la faible réserve d'amidon des chloroplastes, puis éclairées pendant 15' à une forte intensité pour assurer l'ouverture des stomates (10.000 lux, lumière incandescente).

Les disques sont ensuite découpés à l'obscurité et placés dans la chambre. Celle-ci est mise en équilibre de température pendant 15' (immersion dans le bain thermostatté, 25°C), tandis que l'atmosphère conditionnée contenant une proportion connue de CO_2 marqué est introduite et mise en circulation fermée.

L'obturateur de la lampe est alors enlevé pour une période de 10'.

L'appareil est ensuite purgé à l'obscurité. Les disques sont congelés à -196°C, lyophylisés puis brûlés dans un flacon sous atmosphère enrichie en oxygène (mise à feu par résistance électrique). Le CO_2 dégagé est piégé dans une solution incluse dans un doigt du flacon de combustion.

Une partie aliquote de la solution est prélevée et sa radio-activité est mesurée dans un compteur à scintillation (scintillation "liquide"). Les résultats sont exprimés en mg CO_2 absorbé $.dm^{-2}.h^{-1}$

La *méthode indirecte* (gravimétrie) a été appliquée sur les matériels 2 et 3, à la station d'amélioration des plantes de Dijon, qui a été le principal cadre de notre travail.

Le dispositif d'éclairement, constitué d'une batterie de lampes à incandescence immergées dans de l'eau en circulation ouverte, est placé dans une chambre climatisée de grand volume (4m x 4m x 3m) ; la température est stabilisée à 20°C $\pm$ .1 au niveau du matériel ; l'humidité de la chambre est de 75% $\pm$ 10. Les disques sont déposés dans des boîtes de Pétri, dans des alvéoles découpées dans des cylindres de polyuréthane de même superficie que les boîtes et de 1 cm de hauteur. Chaque boîte contient 10 disques (Ø = 1.80cm); les disques reposent sur du coton imbibé placé dans le fond des alvéoles tandis que leur pourtour est au contact de la mousse imbibée. Un excès d'eau distillée, renouvelé durant l'expérience, est maintenu dans le fond des boîtes de Pétri.

Les boîtes de Pétri sont placées sur un plateau tournant, suivant un cercle d'environ 60cm de diamètre, à une distance de la source choisie en fonction de l'intensité désirée (minimum 30cm). Un ventilateur assure une circulation rapide de l'air entre la source et le plateau.

Dans toutes nos expériences, nous avons utilisé une intensité élevée, saturante des "trappes" photosynthétiques (14.000 lux, soit 95 $w.m^{-2}$; ajustée pour chaque expérience).

Nous prélevons 4 feuilles actives sur 10 plantes par variété, en début de matinée. Les pétioles sont immédiatement immergés. Les feuilles sont ensuite placées à l'obscurité pendant 1 h.

Les disques sont découpés sous l'eau à l'emporte pièce (sur un plateau de polyéthylène), en lumière monochromatique RS de faible intensité (730 nm ; lumière ineffective pour la photosynthèse). Le poids des disques (M.S.) demeure alors stabilisé à l'obscurité à une valeur minimale P_o ; cette stabilisation a été vérifiée pour des périodes correspondant à la durée totale des expériences, elle confirme que les chloroplastes sont dépourvus de réserves utilisables d'amidon.

En évitant la nervure centrale et les principales nervures latérales, il est possible de découper de 6 à 8 disques par feuille. Ces disques sont répartis dans des boites de Pétri, à raison de 1 disque de chaque plante par boîte; le stock résiduel de disques permet une appréciation précise de la masse initiale moyenne de matière sèche d'un échantillon, P_o (mg).Le diamètre des disques étant constant, on définit ainsi la *masse surfacique initiale* du matériel (M.S.) (+) ,

$$d_o = \frac{1}{S} P_o, \text{ en } mg.cm^{-2}$$

La masse P (M.S.) est mesurée séparément pour chaque lot de 10 disques, après dessication prolongée dans une étuve à vide (3 jours). Les résultats sont exprimés en valeurs relatives (P/P_o), pour des raisons précisées ci-après. Les figures - et les calculs - sont basés sur les valeurs moyennes P/P_o (moyennes de trois lots de 10 disques).

Les réponses s'initient après une latence variable (environ 1/2 h.). Cette latence correspond vraisemblablement à la photoouverture des stomates et au rééquilibre de photorécepteurs comme le phytochrome : les expériences effectuées sur le blé manifestent en effet une sensibilité caractéristique de la latence à la qualité de la lumière ; elle s'accompagne le plus souvent d'une faible perte de poids des disques, mais n'a pas d'effet appréciable sur le taux ultérieur de prise de poids. Celle-ci est considérable, de l'ordre de 20% en 10 h (fig. 12).

La principale difficulté rencontrée résulte de la structure gaufrée des feuilles de betterave, accentuée chez les types polyploïdes. Les disques s'incurvent pendant l'éclairement -vraisemblablement par suite de leur expansion - et peuvent parfois se dessécher partiellement quand le contact de leur pourtour avec la mousse imbibée est insuffisant. Malgré une surveillance continue, quelques boîtes de Pétri ont dû être éliminées. Les moyennes obtenues concernent cependant au moins deux boîtes et le plus souvent trois.

(+) M.S. = matière sèche

Pour les calculs, il nous a paru suffisant de considérer chaque moyenne comme un résultat indépendant et de limiter l'analyse statistique à la régression de ces moyennes sur les durées d'éclairement.

La méthode ayant été largement expérimentée sur blé, avec le même dispositif, il nous parait utile de rappeler les principaux résultats acquis sur cette plante : ils éclairent en effet la signification de nos propres résultats.

Réponses gravimétriques de segments de feuilles (blé).

Les observations portent sur des segments de 2cm., prélevés suivant le protocole précisé ci-dessus sur des plantules vernalisées (plantules de 90 jours, incubées à 10°C en jours courts de 8h). Les segments sont disposés dans des cuves en verre (10 cm x 7cm x 5cm), sur papier filtre placé sur un lit de perlite flottant sur de l'eau distillée, à raison de 20 segments par cuve. Les pesées portent sur la matière sèche, après complète dessication sous vide.

La latence des réponses est le plus souvent supprimée par un prétraitement de 1,30 h en lumière incandescente, suivi de 30' d'obscurité.

Sous un *flux saturant* $I > I_s$ (lumière incandescente, 95 $w.m^{-2}$, I_s de l'ordre de 70 $w.m^{-2}$) la prise de poids est sensiblement uniforme pendant les 15 premières heures. La fig. 4 rapporte l'ensemble des mesures effectuées, en plusieurs expériences, sur une lignée fixée de blé d'hiver (lignée 81-12) : on constate ce premier régime, suivi d'un deuxième régime correspondant à une prise de poids deux fois moins effective.

Fig. 4

En réalité, chaque régime est caractérisé par une évolution sinusoïdale de F' autour d'une valeur moyenne propre au régime (diminuée de moitié pour le 2ème régime).

L'estimation de F', par gravimétrie, est ainsi plus précise que par la méthode directe (mesure du bilan des flux de CO_2), cette dernière portant sur des valeurs instantanées fluctuantes. L'estimation gravimétrique est par ailleurs plus simple et susceptible d'être élargie à un grand nombre d'échantillons.

La fidélité des réponses pour des expériences successives sur un matériel semblable, de même que les comparaisons entre variétés, ont montré que les résultats doivent être exprimés en valeurs relatives *par rapport à la masse initiale* des échantillons (échelle des données de la fig. 4 : valeurs P/P_o).

Pour chaque segment de surface S (variable suivant la largeur des segments, la longueur étant seule constante, ie, 2cm), on a :

$$P_o = S\, d_o$$

d_o = masse surfacique initiale (mg. cm^{-2})

La pente k d'un régime ,

$$k = \frac{1}{P_o} \frac{dP}{dt}$$

peut s'écrire

$$k = \frac{I}{Sd_o} \frac{dP}{dt}$$

D'où :

$$F' = -\frac{1}{S} \frac{dP}{dt} = d_o . k$$

On notera que seules les définitions de F' et de d_o font intervenir la notion de surface. L'estimation de k et la relation $F' = d_o\, k$ sont par contre indépendantes de S.

Fig. 5 Dans la même lignée (81-12), la *variation de* $k = F'.d^{-1}$ *en fonction du flux incident* correspond effectivement à la courbe classique F' = f (I) (fig. 5, cf fig. 3a). L'intensité saturante, en lumière incandescente, est de l'ordre de 70 w. m^{-2}.

Une courbe analogue - avec des valeurs comparables de I_s et du palier atteint par k - a été obtenue avec une autre variété (Florence Aurore, variété de type printemps, plus précoce mais moins productive).

Les comparaisons ont été étendues à différents mutants de 81-12 - différant par la morphologie, la précocité, le poids du grain et en définitive par les potentialités de rendement (tableau3).

Fig. 6 Malgré une variation considérable et hautement significative de P_o (tabl. 3), les estimées gravimétriques de k sont identiques pour le régime initial (15 premières heures d'éclairement) (fig. 6).

On a ainsi :

$F' = d_o\, k$

d_o = masse surfacique initiale (feuilles vidées des réserves d'amidon)(+)

k = constante *spécifique* (non variétale)

(+) Dans le cas du blé, les valeurs d_o sont inconnues et ne peuvent être appréciées avec précision en raison de la fluctuation de la largeur des segments. Pour la betterave, elles sont directement proportionnelles aux valeurs de P_o (disques de même surface).

La conclusion, que nous serons amenés à étendre à la betterave, est que *l'estimée de F' sur fragments foliaire sous une forte intensité lumineuse ne dépend que de la masse surfacique initiale des fragments, d_o (Mg.cm)*. Compte-tenu de la contribution des parois cellulaires à la matière sèche des feuilles "vidées", on peut penser que la variation de d_o reflète surtout la variation des dimensions des cellules.

Si l'on cherche à analyser la répartition qualitative de la prise de poids, on constate que la quantité de matière azotée demeure rigoureusement constante, alors que les quantités de sucres solubles et d'amidon augmentent uniformément. Ces accumulations ne rendent compte toutefois que de 20% environ de la prise de poids(+) Il est vraisemblable que la majorité des produits de l'assimilation est mobilisée au niveau des parois cellulaires en l'état de matériaux difficilement hydrolysables (celluloses, pectines...) (++).

Le deuxième régime (à partir de la 15ème heure) correspond à une nouvelle orientation du métabolisme des segments, au profit de voies d'accumulation de M.S. plus exigeantes en énergie ; les segments brûlent une proportion plus importante des produits de l'assimilation.

Ces résultats conduisent à douter fortement qu'une information réellement utile puisse être retirée de tests d'assimilation sur fragments foliaires , particulièrement sous de fortes intensités lumineuses : la variation variétale des réponses se limite alors à la seule masse surfacique des feuilles dépourvues d'amidon . Une telle mesure ne nécessite pas d'appareillage particulier, mais sa signification est bien incertaine.

Il nous a paru utile de préciser ce qu'il en est à cet égard pour la betterave.

IV - RESULTATS - MATERIEL 1 -

Les observations ont été conduites sur deux lots de plantes

Lot A - date de semis 25-3-1970
- culture hydroponique en serre (Versailles)

(+) 4 et 5 mg d'augmentation en 22h d'éclairement (sucres solubles et amidon, respectivement), pour une prise totale de poids de 40 mg, pour 30 fragments de 2 cm (M.S.)

(++) Ce point nous a été confirmé (BALDY, Bioclimatologie, Versailles, communication personnelle).

- durée du jour de 18 h., lumière naturelle complétée par une lumière blanche fluorescente
- température de jour 25°C, avec pointes vers 30°C par périodes ensoleillées, en fin mai ; température de nuit 15°C.

Lot B : Après 35 jours de culture en serre, le stock résiduel de plantes intactes est repiqué en champ. Les racines récoltées début octobre sont décolletées puis plantées en pots dans une chambre climatisée de la Station de Dijon.

Des observations sur épiderme foliaire (nombre de cellules et de chloroplastes par cm^2) sont effectuées sur les feuilles néoformées, après 20 jours de culture.

IV - 1 Valeurs de F = f (I) sur disques foliaires (assimilation brute) - matériel 1

Les mesures sont effectuées successivement sur la 4ème feuille, la 5ème feuille et la 6ème feuille de plantules de 23, 29 et 35 jours appartenant au lot A (méthode directe décrite ci-dessus).

Une quatrième expérience porte sur la 8ème feuille, prélevée sur des plantules repiquées en champ 23 jours après leur transplantation. Toutes ces feuilles sont à un stade physiologique comparable (fin de croissance).

Les résultats sont consignés dans les tableaux 4 à 7 et dans les fig. 7 et 8.

Les résultats portés entre parenthèses sur ces tableaux et figures sont exclus des calculs (anomalies aux fortes intensités).

Fig. 7a expérience 1 (tableau 4, plantules de 23 jours)

La "saturation" intervient vers 60 $w.m^{-2}$ pour le 2n et le 3n, et 100 $w.m^{-2}$ pour le 4n ; aux intensités plus élevées ($> I_s$), le rendement tend à diminuer, surtout pour le 2n.

Jusqu'à 60 $w.m^{-2}$ et 100 $w.m^{-2}$ pour le 4n, la réponse de l'assimilation à l'intensité lumineuse est sensiblement linéaire; les différences entre variétés sont toutes non significatives.

L'estimée commune de $tg\alpha$, pour les échelles de mesure utilisées dans la figure 7 est

$$tg\alpha_1 = (8{,}69 \pm .45).10^{-2}$$

rappelons que $tg\alpha$ est le coefficient de la relation théorique

$$F = tg\alpha(I - I_\gamma)$$

F en mg $CO_2.dm^{-2}.h^{-1}$

I en $w.m^{-2}$

Fig. 8 (a et b) expériences 2 et 3 (tableaux 5 et 6 ; plantules de 29 et 35 jours).

Fig.8a,b

Pour les deux expériences, les réponses aux fortes intensités sont dispersées, comme pour l'expérience 1. Cette dispersion fait intervenir une variation de I_s, et éventuellement un déclin du rendement au delà de I_s. Ces variations ne permettent cependant de discerner aucune composante variétale systématique : on peut les tenir pour aléatoires.

Le rendement aux faibles intensités est faible, surtout pour le 3n, et comparable pour les 2 expériences.

$tg\alpha_2 = (3{,}41 \pm .28)\ 10^{-2}$, expérience 2

$tg\alpha_3 = (4{,}04 \pm .41)\ 10^{-2}$, expérience 3

Ces deux valeurs, statistiquement analogues, diffèrent par contre significativement de $tg\alpha_1$. L'estimée commune

$$tg\alpha_{2,3} = (3{,}86 \pm .26)\ 10^{-2}$$

n'atteint pas la moitié de l'estimée $tg\alpha_1$ ($P < .01$, $t = 9.29$ 39 degrés de libertés, pour l'écart $tg\alpha_1 - tg\alpha_{2,3}$)

Fig. 7b : expérience 4 (tableau 7 ; plantules de 35 jours de serre + 23 jours d'adaptation en champ.

Trois semaines après la transplantation des plantes en champ, les disques foliaires présentent une forte réactivité (fig. 7b)

Comme pour les expériences précédentes, les estimées variétales de $tg\alpha$ ne diffèrent pas significativement.

L'estimée commune $tg\alpha_4 = (9{,}91 \pm .45)\ 10^{-2}$ est supérieure à $tg\alpha_1$ (114%) ; la différence est proche de la signification au seuil .05 ($t = 1.93$ pour 27 degrés de libertés).

Fig. 7b

La différence avec l'estimée $tg\alpha_{2,3}$ (plantules de serre de 4 à 5 semaines) est par contre hautement significative ($P < .001$).

En définitive, les réponses ne permettent pas de déceler des différences variétales caractérisées. Les disques prélevés sur jeunes plantules de serre sont toutefois relativement peu réactifs, par rapport à des disques prélevés sur des plantules exposées pendant 3 semaines aux conditions naturelles (adaptation).

Cette variation des aptitudes assimilatrices des disques ne fait apparemment pas intervenir les teneurs en chlorophylle. Les teneurs en chlorophylles a et b sont comparables pour les expériences 3 et 4 (tableau 8).

Fig. 9

Les dosages ont été réalisés sur deux échantillons, par spectrophotométrie : la fig. 9 présente les courbes d'un de ces échantillons pour les deux lots de feuilles. On constate tout au plus, trois semaines après la transplantation des plantes en champ, une faible augmentation de la teneur en chlorophylle b chez le 2n et le 4n.

L'origine de la déficience réversible qui s'établit progressivement dans les feuilles des plantules incubées en serre (jours longs de 18 h, températures relativement élevées) devrait donc être recherchée ailleurs que dans les teneurs en chlorophylle ; la chute du rendement photosynthétique aux fortes intensités (fig. 7a) correspondrait plus à une déficience de la fonction assimilatrice que des photosystèmes.

Dans la discussion d'ensemble des résultats, nous ferons état d'une expérience effectuée sur disques de feuilles de tabac, qui suggère une participation du phytochrome aux aptitudes assimilatrices des disques isolés.

IV - 2 - Structure de l'épiderme foliaire (matériel 1 - lot B)

Les observations sont réalisées sur des lambeaux d'épiderme prelevés sur la face inférieure de la 4ème feuille de plantes de 8 feuilles (lot B ; environ 3 semaines après la mise en incubation de racines décolletées à 20°C, en jours longs de 16h.). elles portent sur 10 plantes par variété, à raison de 3 champs d'observation de .11 cm^2 par plante, soit sur un champ total de .33 cm^2 pour chaque plante.

Les lambeaux sont placés dans une solution de nitrate d'argent à 1 % pendant 3 à 4 minutes (pH 6.2), rincés avec une goutte d'eau distillée, puis épongés au buvard ; après addition d'une goutte d'un révélateur photographique "dur" type Nodak-D-12, ils sont épongés à nouveau et examinés au microscope.

Les feuilles sont prélevées à 9 h., placées 1/2 h à l'obscurité (extrémités des pétioles immergées dans de l'eau), puis irradiées pendant 1/2 h. par une lumière incandescente de forte intensité (100 $w.m^{-2}$). Des essais préliminaires ont montré l'influence de ce dernier traitement sur la qualité des préparations.

Celles-ci font apparaitre deux populations de chloroplastes (planches I et II) : les chloroplastes normaux des cellules de garde des stomates, mais aussi des chloroplastes contractés, de coloration plus homogène, présents dans toutes les autres cellules de l'épiderme. Ces derniers ne produisent pas d'amidon mais sont souvent associés à des mitochondries (planche II) ; leur distribution est homogène. On peut penser que leur répartition reflète dans une certaine mesure celle des chloroplastes fonctionnels dans le mésophylle; il nous a donc paru intéressant d'étendre les observations aux deux populations de chloroplastes.

Les résultats sont consignés dans le tableau 9. Pour chaque champ (chaque plante), ils portent sur :

- le nombre total de cellules (stomates et cellules normal , comptés séparément)
- les nombres totaux de chloroplastes (ibid)

Les nombres moyens de chloroplastes par stomate, (ou par cellule de l'épiderme) sont obtenus à partir de ces nombres.

Les estimées moyennes rapportées au cm^2 d'épiderme sont présentées sur le tableau 10.

Les *nombres de stomates et de cellules par cm^2* diminuent avec la ploïdie (2n > 3n > 4n ; colonne 1 et 4). Pour le nombre total de cellules par cm^2, le 3n et le 2n se situent respectivement à 130 et 170% du 4n : les dimensions des cellules augmentent avec la ploïdie.

La *densité des chloroplastes* est sensiblement uniforme pour le 3n (comparable pour les stomates et les cellules de l'épiderme, colonnes 2 et 5) alors qu'elle est plus élevée dans les stomates pour le 2n et le 4n (coefficient 1,5).

Pour les *nombres de chloroplastes par cm^2*, la variation due au nombre de cellules est plus ou moins compensée par celle des nombres de chloroplastes par stomate ou par cellule. Les différences demeurent significatives mais les classements sont modifiés : les positions intermédiaires, qu'il s'agisse du nombre de

chloroplastes contenus dans ou en dehors des stomates, sont occupées par le 4n ; le 3n est le plus pauvre en chloroplastes stomatiques et le plus riche en chloroplastes extrastomatiques ou totaux.

Un résultat est une régularisation des *nombres totaux de chloroplastes par cm^2 d'épiderme* ; ces nombres sont comparables pour le 3n et le 4n, mais cependant supérieurs d'environ 20% à celui du 2n. On peut penser qu'une régularisation analogue intervient dans le mésophylle (chloroplastes fonctionnels). On a vu en effet que les teneurs en chlorophylle sont équivalentes pour les trois variétés (feuilles actives).

Cette situation est un exemple de l'influence de la ploïdie sur les dimensions des cellules et la distribution des chloroplastes. L'aspect le plus fidèle, couramment utilisé pour apprécier l'état de ploidie chez la betterave, concerne le *nombre moyen de chloroplastes par stomate*. Ces nombres sont pratiquement fixés sur des feuilles de 4cm et dès lors, indépendants de la feuille, de son âge et des conditions de milieu; ils varient suivant les variétés, avec une influence régulière de la ploïdie (MOCHIZVKI et SUEOKA, 1955 ; ESSAD et TOUVIN, 1959).

V - 3 - Conclusions partielles - matériel 1 -

Les tests d'assimilation brute, conduits sur des disques de feuilles montrent une déficience chez les plantules inbées en serre. Des réponses normales sont rétablies par le transfert des plantes en champ, trois semaines après le transfert, sans que l'on constate de différence appréciable au niveau des teneurs en chlorophylle (par cm^2)

La ploïdie s'accompagne d'une augmentation des dimensions des cellules (observations sur épiderme foliaire). Les nombres de chloroplastes par cellules augmentent avec la ploïdie. Les nombres de chloroplastes par cm^2 tendent ainsi à se régulariser tandis que les teneurs en chlorophylle (par cm^2) sont équivalentes pour les trois variétés (2n , 3n et 4n).

V - RESULTATS - MATERIEL 2 -

Des observations sont effectuées sur des plantules incubées en serre (semis du 21-1-71 ; jours longs de 16 h, température constante 20°C ± 2), ou sur des plantes cultivées normalement en champ (semis du 6-4-71, Dijon).

V - 1 - Masse surfacique des feuilles

L'évolution de la masse surfacique des feuilles actives au cours de la journée, en champ, a été étudiée à 2 dates (22-6 et 20-7), par pesées de rondelles prélevées à différentes heures (plantes de 78 et 106 jours).

Fig. 10
Fig. 11

Chaque point de ces graphiques correspond à la masse sèche de 10 rondelles, prélevées sur 10 plantes différentes.

Les 4 premiers prélèvements sont effectués successivement sur les 4 feuilles en fin de croissance de chaque plante, à raison d'une rondelle par feuille (Ø = 1.80 ; 2,54 cm^2) ; pour les 4 prélèvements suivants, une nouvelle rondelle est prélevée sur les mêmes feuilles, de l'autre côté de la nervure centrale.

La *prise de poids matinale* est plus accentuée pour le 2n ; elle est très amortie pour le 3n, dans le cas des observations du 20-7 (fig. 11). La prise de poids correspond à l'accumulation de réserves transitoires.

: le bilan entre l'assimilation et la translocation - limitée par la transformation des sucres en constituants translocables - est positif et se traduit par la formation de réserves, notamment d'amidon, dans les chloroplastes.

Ce bilan s'inverse environ 8 h.après le lever du soleil (3n et 4n), ou un peu plus tard pour le 2n ; le déclin de la masse surfacique (épuisement du stock d'amidon) peut ensuite se poursuivre jusqu'au coucher du soleil (cas du 2n et du 3n pour les mesures du 22-6), ou conduire plus rapidement à une stabilisation, suivant l'importance de la prise de poids matinale. Quand cette dernière est minime, ce déclin est pratiquement nul (3n, fig. 11) : en ce cas, la translocation semble s'initier particulièrement tôt (latence du métabolisme foliaire moindre).

Dans tous les cas, si l'on tient compte de ce que le premier prélèvement de la fig. 10 a lieu près de 4 h. après le lever du soleil, la "masse surfacique" des feuilles est supérieure en fin de journée à sa valeur initiale. La progression est surtout importante pour le 2n, et minimisée chez le 3n (pour les deux journées). Il existe ainsi un processus d'alourdissement des feuilles différent de la formation temporaire de stocks d'amidon et de sucres solubles.

La masse surfacique des feuilles, en moyenne, est nettement supérieure pour le 2n. Dans la comparaison des deux séries d'observations (22-6 et 20-7), elle est analogue pour le 4n, mais augmente pour le 3n et le 2n (feuilles de même âge physiologique).

Il semble ainsi que ce processus particulier d'alourdissement tend à s'accélérer avecl'âge des plantes pour le 2n et le 3n, alors qu'il est stabilisé pour le 4n.

Une estimation précise de la masse surfacique résiduelle des feuilles actives (d_o) (feuilles prélevées tôt le matin, placées à l'obscurité pour épuiser les réserves d'amidon), a été conduite le 7-8 sur des plantes de 4 mois (123 jours). Ces estimées sont portées sur la fig. 11 (cf. tableau 11). La masse résiduelle a sensiblement augmenté pour le 3n par rapport aux observations du 20-7, mais relativement peu pour le 2n et le 4n. Le classement, à cette date, s'effectue dans un ordre inverse de celui du niveau de ploïdie, c'est-à-dire de la *dimension des cellules*. Ce classement, et surtout la masse surfacique considérable des feuilles du 2n, suggère que la masse des parois cellulaires qui constitue une fraction prépondérante de la M.S. foliaire est la cause principale des différences variétales observées.

Les feuilles (4 feuilles supérieures de 10 plantes par variété) sont prélevées le matin (7 h) et placées 1 h à l'obscurité avant la prise des disques, effectuée sous une lumière RS monochromatique.

Les disques de chaque variété sont mélangés et répartis en lots comprenant chacun 1 disque de chaque plante. 18 de ces lots (10 disques) sont ensuite desséchés sous vide. Les autres lots (30) sont utilisés pour un test gravimétrique d'assimilation (ci-après).

Les différences entre variétés sont hautement significatives (tableau 11). Par rapport au 4n (100 = 4.60 mg.cm^{-2}), la masse surfacique résiduelle est de 108% pour le 3n (p.p.d.s. = 3.7, seuil .05), mais atteint 137% pour le 2n.

V - 2 - Test gravimétrique d'assimilation nette sur disques foliaires - matériel 2

Le test est réalisé pour 10 durées d'éclairement (lumière incandescente, 95 w.m^{-2}, 20°C), avec 3 répétitions de 10 disques par durée.

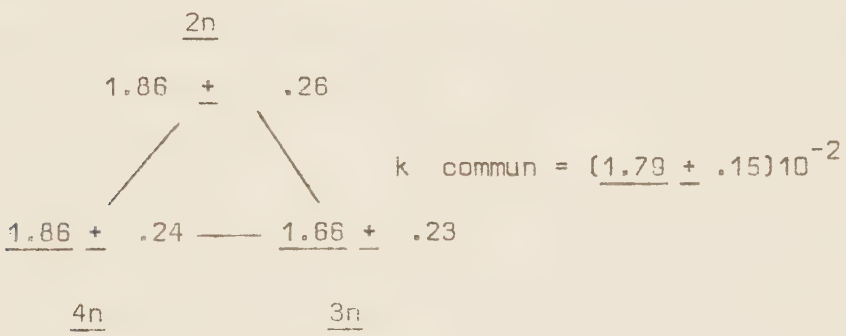
Fig. 12

Malgré la variation considérable de d_o (ci-dessus : la masse surfacique résiduelle du 2n s'établit à 137% de celle du 4n), les résultats montrent que l'estimée k (fig. 12),

$$k = \frac{1}{P_o}\frac{dP}{dt} = \frac{1}{d_o}F'$$

est analogue pour les trois variétés : la prise relative de poids est de l'ordre de 2% par heure pour une précision de 20%

Les estimées de 10^2 k sont les suivantes :



Si la variation variétale considérable de d_o résulte bien de la surface totale de parois cellulaires (par cm^2 de feuille), la relation observée

$F' \neq k\, d_o$, où k est constant (non variétal),

signifirait que l'assimilation nette de fragments sous un flux incident saturant (taux F'), s'ajuste essentiellement à la surface totale des parois. La réponse correspond à celle observée sur le blé.

Tout se passe comme si la prise de poids des disques (M.S.) correspondait pour une part principale à une "charge" des parois

cellulaires (résidus exportés dans les espaces intercellulaires et incorporés à la surface des parois.

Cette charge dépendrait de la masse de parois initialement présente dans l'échantillon.

V - 3 - Valeurs F' = f(I) sur disques foliaires (assimilation nette) - matériel 2 , plantes de serre.

Des mesures directes des valeurs F' = f(I) ont été effectuées par Ph. CHARTIER (bioclimatologie, Versailles) sur disques foliaires prélevés sur plantes élevées en serre.

Fig. 13

La fig. 13 rapporte les résultats des deux épériences réalisées, l'une relative à la variété 2n, l'autre aux trois variétés. Les courbes n'ont qu'une valeur indicative, notamment en raison de l'absence d'observations pour les intensités optimales. La situation relative des optimas choisie pour le tracé des courbes correspond à celle qui a été observée parlla méthode gravimétrique (valeurs de F' proportionnelles à d_o, respectivement 100, 108 et 137% pour le 4n, le 3n et le 2n.

On retrouve chez ces plantes de serre une déficience des disques, caractérisée en ce cas par une chute du rendement aux fortes intensités. Les réponses aux intensités faibles et moyennes sont par contre normales (optimum vers 11.000 lux, correspondant à l'estimée de I_s en lumière incandescente.

Les différences quant au dégagement net de CO^2 à une très faible intensité (relativement importante pour le 2n), et quant aux réponses pour de faibles intensités (moindre réactivité du 3n et surtout du 4n), suggèrent des différences quant à la photorespiration. Le point de compensation correspond cependant à une intensité analogue pour les trois types (environ 750 lux).

Aux moyennes intensités, les réponses sont comparables ; on retiendra surtout de ces expériences la confirmation de déficiences chez les disques provenant de plantes élevées en conditions artificielles, qui se manifestent ici par la chute de l'assimilation nette aux fortes intensités.

V - 4 - Croissance des feuilles et phyllotaxie

Les observations sont réalisées sur plantes de serre ; leur objectif est de préciser des effets de la ploïdie sur la structure de plantes végétatives.

Fig. 14

a) Phyllotaxie : nous l'apprécions par des empreintes de collets sectionnés puis trempés dans de l'encre de Chine (fig. 14).

Les feuilles paires et impaires sont situées sur deux spirales distinctes. Les axes des pétioles d'une feuille impaire et de la feuille paire suivante définissent avec l'axe de la plantule deux demi-plans, qui forment entre eux un angle sensiblement constant de 3¶/4 (de droite à gauche). Ces plans pivotent de ¶/2 d'un couple de feuilles au suivant, dans un sens ou dans l'autre suivant les plantules.

Pour des populations de plantules en germination, ces sens sont distribués au hasard pour le 3n, mais non pour le 2n et le 4n (prépondérance des sens "à droite" ou "à gauche" des spirales foliaires ; tableau 12).

Cette phyllotaxie, bien connue mais parfois discutée, se manifeste avec une précision étonnante sur de telles empreintes. Pour s'en assurer, il suffit de leur superposer une rosace composée de deux couples cocentriques de droites perpendiculaires, décalés d'un angle de ¶/4. Les feuilles paires et impaires se situent respectivement sur l'un de ces couples, suivant la disposition décrite.

On constate seulement de faibles déviations vers le centre des empreintes, vraisemblablement dues aux distorsions des pétioles, enserrés dans un espace limité, plus qu'à des changements dans leurs positions respectives.

Ce dispositif suggère beaucoup plus une réponse de l'apex à un gradient acropète, continuellement dévié vers les ébauches foliaires en croissance au détriment des secteurs correspondants de la zone apicale, qu'à un fonctionnement alternatif de "centres générateurs" prédestinés. Tous les secteurs de la zone apicale, eux-mêmes continuellement régénérés par la lente croissance terminale, participent successivement à la formation d'initiums foliaires.

b) Plastochrone : Si nous ne constatons aucune différence de phyllotaxie entre les trois variétés, le plastochrone est moindre chez le 2n. Sur plantules de 88 jours (19-4-71), l'état foliaire

moyen s'établit respectivement à 14, 16 et 22 feuilles pour le 4n, le 3n et le 2n.

Le stade foliaire (âge des feuilles actives en fin de croissance) est cependant comparable pour les trois types. Le plastochrone serait donc d'autant plus court que la croissance effective des ébauches foliaires est plus différée.

c) Expansion des feuilles : Sur des plantes de 90 jours, le "bouquet foliaire" terminal (4 feuilles en fin de croissance) est ainsi constitué par les 5ème et 6ème feuille, 7ème et 8ème feuille pour les trois variétés (fig. 15, élongation de ces feuilles depuis le 90ème jusqu'au 105ème jour).

Les longueurs de la paire suivante de feuilles (9ème et 10ème feuille) ont également été mesurées chez le 2n et le 3n mais non chez le 4n. Elles sont mentionnées sur la fig. 15, à titre indicatif.

L'échantillon étudié se limite à une plante représentative par variété. Ceci ne permet pas de déceler si le léger retard du 2n est significatif (7ème et 8ème feuille en début de croissance au 90ème jour).

On notera plus particulièrement, sur la fig. 15, les oscillations des longueurs finales par couple de feuilles. Pour chaque
Fig. 15 couples, ces longueurs tendent plus ou moins à s'ajuster à un même niveau.

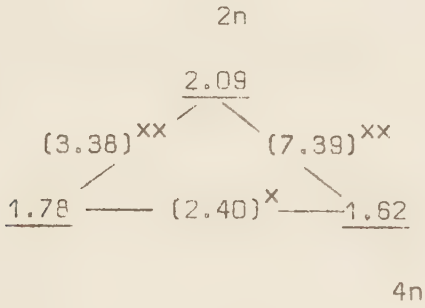
Il y a ainsi, entre les constituants du matériel 2, des différences quant aux principaux aspects de la croissance foliaire (plastochrone, initiation de la croissance effective, limite de l'élongation ...)

Pour préciser l'impact de ces différences dans la croissance effective des feuilles, on peut utiliser la variabilité entre plantes à un moment donné, relative aux dimensions d'une feuille en croissance (à divers stades de sa croissance, suivant les plantes).

Les observations, réalisées le 26-3 sur des plantes de 54 jours, ont été conduites sur la 5ème feuille, pour 17 plantes par variété. On peut considérer qu'elles concernent les variations

corrélatives de la longueur et de la largeur de cette feuille au cours de son expansion.

Ces paramètres présentent une étroite corrélation Le rapport b = longueur /largeur de la feuille (régressions de L sur l) varie significativement suivant les variétés



( ) valeurs de t (30 degrés de liberté)
x signification au seuil .05
xx signification au seuil .01

Le classement (2n >> 3n > 4n) est inverse de celui de la dimension des cellules : l'expansion, essentiellement par élongation cellulaire, semble ainsi d'autant plus axiale que les cellules sont plus petites.

Les dimensions finales s'établissent au niveau des couples de coordonnées (17;8)cm pour le 2n, (18;10)cm pour le 3n, (21;11)cm pour le 4n.La surface de la feuille adulte augmente ainsi avec l'état de ploïdie. Cette tendance doit toutefois être replacée dans le contexte des oscillations des longueurs finales des feuilles successives (ci-dessus), qui peuvent contribuer à régulariser la surface totale des feuilles adultes.

V - 5 - Conclusions partielles (matériel 2)

La principale différence observée sur ce matériel concerne la masse surfacique résiduelle des feuilles actives, préalablement vidées des réserves d'amidon : par rapport au 4n, cette masse atteint 108 et 137% pour le 3n et le 2n (plantes de champ, âgées de 4 mois).

Le taux de la prise de poids (M.S.) de disques foliaires, en lumière incandescente de forte intensité (95 $w.m^{-2}$),

s'ajuste à cette masse surfacique résiduelle suivant un rapport *commun aux trois variétés*, i.e. ,

$$\frac{1}{S}\ \frac{dP}{dt} = (F') = k\ d_o$$

F' taux de l'assimilation nette (vitesse de la prise de poids, par cm2)

d_o masse surfacique résiduelle

k coefficient non variétal

Les disques foliaires prélevés sur des plantes de serre sont peu réactifs : le taux instantané de leur assimilation nette chute aux fortes intensités d'éclairement.

L'évolution de la masse surfacique des feuilles actives, en champ, fait apparaitre deux composantes :

a) une *prise de poids matinale* ,suivie d'un épuisement des réserves correspondantes (amidon, sucres solubles ...)

b) un *alourdissement durable* (plus important chez le 2n),qui se conçoit comme une charge au niveau des parois cellulaires.

Cette charge serait optimisée dans le système artificiel constitué par des fragments de feuilles détachées (absence de translocations), où elle interviendrait à un taux proportionnel à la masse des parois cellulaires des échantillons (proportionnel à la masse surfacique résiduelle).

Malgré les différences de structure des feuilles (cellules plus grandes chez le 3n et le 4n), les teneurs en chlorophylle sont analogues, tandis que la distribution surfacique des chloroplastes tend à s'uniformiser (observations sur épiderme).

La phyllotaxie est la même pour les trois variétés, mais des différences se manifestent quant à la vitesse de formation des initiums foliaires (plus élevée chez le 2n), quant à la croissance de chaque feuille (différée pour le 2n, mais particulièrement rapide ; plus axiale aussi). Ces différences dans l'organisation et l'architecture de l'appareil foliaire pourraient contribuer aux différences significatives du poids de racines récoltées (respectivement 109 et 116% du 2n , pour le 4n et le 3n ; p.p.d.s. 8.78%; tabl. 2).

Pour préciser la contribution de l'appareil foliaire aux différences de rendement, il a paru nécessaire de s'adresser à un nouveau matériel (hybride 3n et ses deux parents) présentant des différences de rendement considérables (parent 2n inbred), pour orienter les observations sur la répartition de l'assimilation en conditions de cultures normales et sur des comparaisons de la masse surfacique des feuilles actives.

VI - RESULTATS - MATERIEL 3 -

Ce matériel diffère des deux précédents en ce que le parent 2n mâle stérile est pratiquement homozygote. Le rendement de cette lignée inbred est faible, de l'ordre de 50% de celui des constituants polyploïdes mais régulier (4,5 à 5 T/ha de sucre pour les deux années d'essai, tableau 2).

Les rendements des variétés 3n et 4n sont par contre élevés et comparables (faible supériorité du 3n en 1972 mais non en 1971, tableau 2).

Ces variétés sont semées en champ le 29-3-72, dans un essai à 4 répétitions (parcelles de 108 plantes récoltées, soit 13.50 m^2).

A la même date, aux côtés de cet essai, des parcelles de même peuplement sont semées en 3 répétitions, aux fins de prélèvements au cours de végétation.

La répartition de l'assimilation, entre les feuilles (limbes et pétioles) et les racines, est suivie par des prélèvements échelonnés, portant chacun sur 15 plantes par variété et par répétition (45 plantes par variété).

Ces prélèvements sont réalisés en début de matinée; les plantes sont immédiatement décolletées ; les feuilles et les racines sont mis dans des sacs en plastique puis pesés au laboratoire. Suivant l'importance des prélèvements, le poids sec est déterminé sur l'ensemble de la récolte ou sur une partie aliquote, après dessication en étuve (110°C).

Sur deux des quatre répétitions de l'essai, les parcelles de la variété 3n ont été effeuillées à 3 dates successives (26-6, 21-7, 16-8) : toutes les feuilles impaires sont coupées à la base du pétiole, de la première feuille jusqu'aux ébauches néoformées ; ce traitement est poursuivi par l'élimination hebdomadaire d'une feuille néoformée sur deux, jusqu'à la récolte. Les stades foliaires moyens (nombre de feuilles visibles) étaient respectivement de 14 à 16 f., 23 à 26 f., et 30 à 34 f. à chacune de ces dates. Dès la première, l'occupation de la surface du sol par les feuilles est déjà complète et demeure quasi complète après la défoliation.

Le but est simple : il s'agit d'apprécier quelle mesure la masse foliaire restante, sur cette variété à rendements normaux, suffit à assurer la "demande" liée à la croissance de la racine.

VI - 1 - Répartition de l'assimilation nette (prélèvements en cours de végétation)

Les résultats sont rapportés dans le tableau 13a et dans les fig. 18 à 20 ; les dates des prélèvements sont portées en abscisses, suivant une échelle "temps" ; l'échelle des ordonnées correspond au poids (kg) pour une surface récoltée de 5.63 m2 (45 plantes) (+). Les données climatiques (températures, pluviométrie) sont indiquées sur la fig. 17 (moyennes décadaires ; températures à 2m sous abri) ; on notera la répartition satisfaisante de la pluviométrie jusqu'à mi août, puis une sécheresse particulièrement accentuée pendant la période qui précède la récolte. Le déficit en eau en fin juillet a été comblé par une irrigation en aspersion de 60 mm (24-7).

Fig. 17

Fig. 18

Fig. 19

Fig. 20

Les courbes d'évolution de la M.S. (++) totale (feuilles et racines) sont pratiquement identiques pour le 3n et le 4n. Pour la lignée inbred 2n, la déficience de l'assimilation nette globale affecte peu la M.S. "feuilles" mais surtout la M.S. "racines".

Pour les 3 variétés, la M.S. "racines" progresse en deux étapes de chacune environ 2 mois, d'amplitude comparable. La première étape s'initie en mi-juin et conduit à un palier en début août : la seconde s'initie vers le 16 août. A cette dernière date, on ne discerne aucune discontinuité dans la courbe de M.S. "feuilles".

La situation est presque symétrique en ce qui concerne la M.V. (++) pour cette deuxième étape (16-8 au 20-9) : la M.V. "feuilles" exhibe un déclin brutal, particulièrement important pour le 2n, alors que la M.V. "racines" conserve le même taux de progression. Les teneurs en eau sont analogues pour 3n et le 4n, et seulement légèrement (mais constamment) inférieures pour le 2n. Elles déclinent lentement durant la végétation mais plus rapidement à partir du 16-8 (dans les feuilles comme dans les racines).

.(+) poids ramenés à une plante moyenne

(++) M.S. masse de matière sèche

M.V. masse de matière fraîche

Il y a ainsi une *dessication apparente* du matériel (feuilles et racines) à partir du 16-8, corrélative d'une reprise de la croissance de la racine. Cette dessication fait intervenir essentiellement une perte d'eau des feuilles (faible en % du poids frais, mais importante en valeur absolue), et une augmentation de la *production de M.S.* dans les racines. Tout se passe comme si un déplacement inverse d'eau s'établissait vers cette date, des feuilles vers les racines, sous l'effet d'une accélération du métabolisme dans les racines.

Dans l'évolution de la M.V., les courbes du 3n et du 4n sont similaires : celles de la M.V. "racines" sont identiques, tandis que la progression de la M.V. "feuilles" est initialement plus rapide chez le 3n. Le décalage d'environ 10% qui se manifeste dans la M.V. "feuilles" des deux variétés, dès le prélèvement du 30-6, est conservé jusqu'à la récolte avec les mêmes discontinuités dans l'évolution des courbes.

La M.V. "feuilles" du 2n subit surtout un retard initial, qui s'explique en partie par la latence de la croissance des feuilles : au premier prélèvement (16-6), elle est inférieure de plus de moitié à celles du 3n et du 4n. Son évolution est ensuite sensiblement parallèle à celle du 4n et caractérise une *croissance normale des feuilles* (cf. figure 22).

La différence essentielle concerne la M.V. "racines". Sa progression est relativement uniforme pour les 3 variétés jusqu'au 20-9 ; elle admet un taux similaire pour le 3n et le 4n, mais diminué de moitié pour le 2n.

Pour la M.S., l'évolution jusqu'au 20-9 est pratiquement identique pour le 3n et le 4n ; la déficience du 2n se localise sur la M.S. "racines".

Pour les trois variétés, on constate une déperdition de M.S. (et d'eau) dans les 20 jours qui précèdent la récolte (20-9 au 10-10), aussi bien pour la masse foliaire que pour celle des racines. Ce phénomène, dû à la sécheresse anormale, est relativement plus accentué chez le 3n que chez le 4n, et moindre chez le 2n.

Cette combustion finale augmente la teneur en sucre des racines (dans l'ordre de l'importance du phénomène : 3n > 4n > 2n ; fig. 21 b) , , mais diminue néanmoins de manière appréciable le poids du sucre récolté (fig. 21 c) : elle brûle une partie non négligeable du stock de sucre. Les positions respectives du 4n et du 3n, quant au rendement en sucre, s'inversent ainsi pendant cette période (tableau 13b, fig. 21).

Fig. 21

VI - 2 - Répartition et fluctuation de la masse foliaire

a) A deux dates distantes de 15 jours, le 18-7 et le 2-8, le *nombre total de feuilles* est compté sur 44 plantes par variété, prises dans les 3 répétitions du dispositif de prélèvements.

L'effet variétal est faible (2n < 3n < 4n) mais significatif au seuil .05 au niveau des moyennes "variétés-dates" (tableau 14), la signification s'établit entre le 2n et le 4n pour la première date, mais s'étend à la comparaison 2n - 3n pour la deuxième date. Les différences sont relativement faibles : au 2-8, l'écart n'est que de 3 ébauches foliaires entre le 2n et le 4n (environ une semaine).

b) Au 14-7, la *répartition de la masse foliaire* entre les diverses feuilles et ébauches foliaires est appréciée sur une plante représentative de chaque variété (fig. 22). Le poids frais total des feuilles s'établit bien dans l'ordre 3n > 4n > 2n, observé pour cette date sur les courbes des fig. 18 à 20 ; la différence entre le 2n et le 3n correspond à celle qui existe réellement entre les masses foliaires moyennes des deux variétés à cette date (fig. 18 et 19) ; par contre, la masse foliaire de la plante 4n est inférieure à celle de la population moyenne.

Fig. 22

On ne peut donc considérer comme réellement représentatives, sur la fig. 22, que les courbes du 2n et du 3n ; celle du 4n n'a qu'une valeur indicative.

La croissance effective des ébauches foliaires s'initie immédiatement chez le 3n et le 4n, dès leur formation ; par contre, elle présente une latence considérable chez le 2n. Cette latence, déjà observée sur le matériel 2, apparaît liée à

l'état diploïde mais amplifiée par l'état inbred ; en ce cas toutefois, le plastochrone est relativement plus long chez le 2n, contrairement aux matériels 1 et 2 (tableau 14) : l'inbreeding pourrait ainsi ralentir la formation des feuilles. On a vu que la latence de la croissance foliaire tend au contraire à accélérer le plastochrone : celui-ci s'équilibre en définitive chez l'inbred 2n à une valeur proche de celles du 3n et du 4n.

La croissance différée des jeunes feuilles est ensuite particulièrement rapide chez le 2n : les feuilles adultes ont sensiblement le même âge que pour le 4n et le 3n (fig. 22).

c) La *masse foliaire des feuilles adultes* est appréciée par la pesée individuelle de 20 rondelles des 7ème, 8ème et 9ème feuilles des trois plantes (échantillon du 14-7) ; la M.S. est mesurée sur le lot total des 20 rondelles.

Les résultats, ramenés au cm2 de feuille, sont présentés sur le tableau 15. L'analyse de la variance est effectuée sur les poids frais.

La teneur en eau est sensiblement la même pour les trois feuilles et les trois plantes.

Les masses surfaciques (matière sèche et matière fraiche) sont stables pour la plante 2n (analogues pour les 3 feuilles). Ils diminuent de la 8ème à la 7ème feuille pour la plante 3n, et de la 9ème à la 8ème feuille pour la plante 4n.

Un aspect étonnant au premier abord est la *très faible masse surfacique des feuilles de la plante 2n,* tant en M.S. qu'en M.V. Pour la M.S., elle est stabilisée à environ la moitié de celle atteinte par les 8ème et 9ème feuilles de la plante 3n, et par la 9ème feuille de la plante 4n ... Les différences sont du même ordre pour la M.V.

Cette situation est drastiquement différente de celle observée pour la variété 2n hétérozygote du matériel 2, pour des plantes également cultivées en champ : la densité (M.S.) des feuilles du 2n est en ce cas de l'ordre de 137% de celle du 4n (tableau 11).

Quinze jours plus tard (le 30-7), une feuille en expansion est prélevée en début de matinée sur 10 plantes du 2n et du 3n ; des rondelles (Ø = 1.80) sont découpées en lumière RS -les feuilles ayant été placées à l'obscurité pendant 1 h - dans le but d'effectuer un test gravimétrique d'assimilation. La densité résiduelle (M.S.) est de 6.85 mg/cm2 pour le 3n mais s'est élevée à 7.09 mg/cm2 pour le 2n : elle est comparable à celle du 3n. Le test gravimétrique présente la réponse normale : le rapport F_s/d_o est le même, sous une lumière incandescente de 95 $w.m^{-2}$, pour le 2n et le 3n (fig. 23).

Fig. 23

La densité foliaire peut donc être temporairement assez élevée chez le 2n, au niveau de feuilles actives mais relativement jeunes.

La même analyse que celle du 14-7 a été réalisée sur 3 plantes *élevées en serre* (2n, 3n, 4n), également sur les 7ème, 8ème et 9ème feuilles parvenues au stade adulte (pesée individuelle de 20 rondelles par feuilles). Les résulats (tableau 16) montrent que la masse surfacique (M.V.) du matériel (+) est stabilisée pour les trois plantes : cette stabilisation s'effectue à la *valeur minimale* présentée par la plante 2n dans les mesures conduites sur plantes de champ (tableau 15).

Pour rendre compte de ces fluctuations dans la masse surfacique des feuilles actives, plusieurs possibilités se présentent :

1- La plante 2n utilisée pour les mesures du 14-7 (fig. 22) ne serait pas représentative. Cette explication est contredite par l'homogénéité de cette lignée due à son état homozygote et surtout par l'accord, pour le 2n et le 3n, entre la masse foliaire totale de la plante analysée et celle observée à cette même date dans les prélèvements de 15 plantes (fig. 18 et 19).

2- Une déficience des mécanismes concernés dans l'alourdissement des feuilles s'établirait chez les plantes de serre (cette déficience se manifeste également dans les tests d'assimilation sur disques foliaires) ; elle tendrait à s'établir prématurément chez l'inbred 2n, en milieu naturel.

(+) La M.S. n'a pu être obtenue, par suite d'un accident lors de la dessication des prélèvements.

Dans la nature, cet alourdissement cumulatif s'efface au terme de l'expansion des feuilles, comme le montre le déclin de la masse surfacique observée entre la 8ème et la 9ème feuille pour la plante 3n, et entre la 9ème et la 8ème feuille pour la plante 4n (pesées du 14-7, tabl. 15).

Chez l'inbred 2n, la déficience de l'alourdissement n'affecte pas la croissance des feuilles. Celle-ci est différée, mais particulièrement rapide (fig. 22). L'expansion des feuilles semble au contraire stimulée chez cette lignée (plus importante que pour le 3n et le 4n), si l'on se réfère aux estimations des surfaces des 7ème, 8ème et 9ème feuilles, chez les plantes analysées le 14-7 (tabl. 17 ; estimations effectuées d'après la masse fraîche surfacique et la masse fraîche totale de chaque feuille).

L'évolution de la masse foliaire du 2n au cours de la végétation (fig. 18), présente ainsi un décalage important par rapport à la courbe du 4n, mais est ensuite parallèle à celle-ci. Le décalage initial reflète pour partie le caractère différé de la croissance de chaque feuille et pour partie la déficience de l'alourdissement.

3- Les rondelles qui sont prélevées sur des feuilles du 2n en voie d'alourdissement (i.e. temporairement capables de s'alourdir) ont un comportement normal dans le test gravimétrique d'assimilation (fig. 23) : on ne décèle aucune déficience particulière de la fonction d'assimilation, dans la limite des informations qui peuvent être apportées par de tels tests.

d) *L'épaisseur des feuilles*, estimée le 15-9 sur une feuille adulte (6 mesures par feuille) de 5 plantes par variété, présente par contre le classement normal (4n > 3n >> 2n ; tableau 18), ce classement reflète l'influence de la ploidie sur les dimensions des cellules.

VI - 3 - Effets des traitements et défoliation et essai comparatif

Les trois traitements de défoliation (suppression de la moitié des feuilles), conduits sur 2 des 4 parcelles du 3n de l'essai comparatif, affectent la masse foliaire mais non la croissance de la racine (tableau 19, a à c). Les résultats moyens sont comparés à ceux des parcelles du 3n non défoliées dans le tableau 19b, tandis que ceux de l'ensemble des parcelles non défoliées sont indiqués sur le tableau 20. L'analyse statistique pour ces dernières est conduite sur les seules variétés 2n et 4n (4 répétitions tableau 21) : l'absence d'effets "répétitions" permet d'étendre les comparaisons à la variété 3n, présente dans deux répétitions (+).

+) Cette absence d'effet "répétitions" se manifeste pour deux modes d'analyse : en considérant les résultats du 3n comme manquants pour les répétitions II et III (utilisées pour les traitements de défoliation), ou en excluant le 3n. Nous avons retenu ce dernier mode qui ne fait intervenir aucune correction des résultats.

La suppression de la moitié des feuilles - entreprise au début, au milieu et à la fin de la première phase de croissance de la racine et poursuivie jusqu'à la récolte - est suivie d'une certaine récupération de la masse foliaire (environ 20% pour le traitement le plus précoce, moindre pour les deux autres traitements) (tableau 19b).

Malgré la réduction massive de la masse foliaire (à la récolte, cette masse se situe entre 55% et 70% de celle des témoins), les poids de racines ne sont pas affectés. La seule différence significative correspond à une augmentation du rendement en sucre pour les deux derniers traitements, par rapport au premier. Aucune des comparaisons avec les parcelles témoins n'est significative, pour des précisions satisfaisantes.

Ces résultats montrent que - pour cette variété susceptible de rendements normaux - *la fonction assimilatrice des feuilles ne limite pratiquement pas la croissance de la racine, non plus que la mise en réserve de sucre*, dans des conditions où l'occupation du sol par les feuilles demeure quasi totale. Autrement dit, la fonction assimilatrice des feuilles restantes se réajuste à un niveau suffisant pour satisfaire la "demande" de la racine en croissance.

Pour l'essai de rendement, le classement des variétés est le même que celui observé sur les prélèvements (fig. 21). Si la récolte avait eu lieu 20 jours plus tôt, le 3n occuperait sa position normale, légèrement au-dessus du 4n. Il semble qu'en raison de sa masse foliaire plus importante, il ait été plus affecté par la combustion finale : l'hétérosis, par une erreur technique (défaut d'irrigation pour combler le déficit en eau), a entrainé un désavantage accidentel. Cet accident indique toutefois que la sécheresse affecte plus la fonction assimilatrice foliaire que la respiration.

VI - 4 - Forme des racines

Lors du dernier prélèvement (15 plantes par variété), la largeur maximale et la longueur sont mesurées pour chaque racine d'une répétition. Le volume réel est apprécié par immersion du lot total de 15 racines.

Les dimensions sont analogues pour le 3n et le 4n mais significativement supérieures à celles du 2n (tableau 22). Si

l'on compare le volume réel à celui des cylindres définis par largeur et la longueur moyennes des racines, le rapport est d'environ 38% pour le 2n et le 4n, mais de 44% pour le 3n :les racines du 2n et du 4n ont une forme analogue,alors que celles du 3n sont *plus ovoïdes*.

VI - 5 - Conclusions partielles - matériel 3 -

Pour les constituants polyploïdes de ce matériel, qui présentent un comportement analogue, la fonction d'assimilation foliaire suffit à assurer une croissance normale des feuilles et de la racine,et s'ajuste à cette croissance : les traitements de défoliation effectués sur le 3n n'ont pratiquement aucune incidence sur la croissance de la racine, même lorsqu'ils débutent au moment de l'initiation de cette croissance (la couverture du sol par les feuilles restantes demeurant quasi totale).

Pour l'inbred 2n, la fonction d'assimilation assure également une croissance normale des feuilles, mais non de la racine.

Chez cet inbred, la masse surfacique des feuilles actives semble retourner plus tôt à la *valeur minimale spécifique* observée pour les 3 variétés chez les plantes de serre.

Des rondelles prélevées sur des feuilles du 2n en voie d'alourdissement ont un comportement normal dans un test gravimétrique, identique à celui de rondelles de l'hybride 3n : la prise de poids s'ajuste à la masse surfacique initiale des rondelles, suivant le même coefficient.

VII - DISCUSSION

Trois constatations doivent être dégagées :

1°) *La colchicination du matériel diploïde relativement homozygote conduit à des tissus tétraploïdes pratiquement inviables.*

Ces tissus présentent :

- une instabilité somatique de l'état tétraploïde (retour à l'état diploïde),

- une complète inviabilité des gamètes issus d'assises cellulaires demeurées tétraploïdes.

Ces phénomènes suggèrent de créer des *géniteurs tétraploïdes digénomiques* à partir de F_1 hétérozygotes diploïdes, issues elles-mêmes du croisement de lignées diploïdes inbreds,

$$AA \times BB \rightarrow F_1 \xrightarrow{\text{colchicine}} \text{tétraploïde } A^2 B^2$$

On peut en effet espérer que de tels géniteurs produiront préférentiellement une classe isogénique de gamètes (AB), surtout si la disparité des génomes parentaux est importante. Leur utilisation serait considérablement simplifiée et pourrait être orientée vers la création de formules tétragénoniques (ABCD).

2° *Le système biologique très particulier constitué par des segments de feuilles isolés est inutilisable pour la définition de critères ponctuels de sélection.*

En raison de l'absence de translocations, les réponses sont très particulières.

Sous une lumière de forte intensité, le taux de l'assimilation nette ne dépend en effet que de la *masse sèche surfacique initiale* (masse pesée après épuisement des réserves rapidement mobilisables d'amidon et de sucres solubles).

Cette masse sèche surfacique est la seule composante variétale qui se manifeste dans ces tests. Elle varie inversement aux dimensions des cellules, lesquelles augmentent en fonction du niveau de ploïdie. L'influence déterminante du nombre de cellules suggère que la prise de poids des fragments est d'autant plus active que la superficie des parois cellulaires est plus importante.

On accède à la notion d'une *charge au niveau des parois cellulaires*, ,dont le taux limite celui de l'assimilation chez des fragments isolés.

Cette interprétation est compatible avec le fait que cette même prise de poids, chez des segments de feuilles de blé, ne correspond que pour 1/5 seulement à une accumulation d'amidon et de sucres solubles (en parties sensiblement égales), la masse azotée étant invariante); elle nous a été confirmée par BALDY (bioclimatologie, CNRA) (+), qui a étudié l'évolution de la masse surfacique des feuilles dans le cas de fragments ou chez des feuilles attachées à la plante. Nous la tiendrons pour probable.

Aux fortes intensités, le facteur qui limite l'assimilation des fragments correspondrait ainsi à la capacité de stockage de produits finaux, ce stockage étant lui-même orienté vers une mobilisation au niveau des parois. Les différences variétales qui se manifestent ne concernent même pas les mécanismes de ce stockage, mais seulement la masse de parois des échantillons, elle-même proportionnelle à la masse surfacique initiale des feuilles (vidées de leurs réserves transitoires).

Une information subsidiaire concerne les *déficiences de réactivité* observées chez des rondelles de feuilles prélevées sur plantes incubées en serre (jours longs de 16 h., température relativement uniformes). Pour l'une de ces conditions d'incubation, les réponses aux faibles intensités (assimilation brute) tendent à diminuer, tandis que celles aux fortes intensités sont aléatoires (fig. 7a, 8a et b) ; une réactivité élevée et homogène est enregistrée après un séjour de 3 semaines des plantes en champ (fig. 7b). Pour un autre matériel également incubé en serre (jours longs), le rendement de l'assimilation nette chute aux fortes intensités. Dans le premier cas, l'induction d'une forte réactivité par le séjour en champ ne s'accompagne d'aucun changement appréciable dans les teneurs en chlorophylle (tabl. 8).

Une expérience annexe rapportée ci-après, conduite sur tabac, a montré que la réactivité de rondelles prélevées sur plantes de serre (jours longs), pouvait être déplacée réversiblement par des éclairs rouge ou rouge sombre apportés au début de chaque nuit, pendant les 12 cycles qui précèdent le prélèvement (fig. 27).

(+) communication verbale

De tels éclairs ont pour effet de déplacer la charge des feuilles en phytochrome total. Il est probable que l'influence du phytochrome qui se manifeste dans cette expérience s'exerce principalement au niveau des systèmes enzymatiques qui assurent la mobilisation des produits au niveau des parois.

En définitive, la contribution de la masse surfacique initiale d'une part, celle du phytochrome d'autre part, sont les *seuls éléments significatifs enregistrés dans les tests d'assimilation sur fragments de feuilles.*

En milieu naturel, l'évolution de la masse surfacique des feuilles actives fait apparaitre un *alourdissement continu et durable* (cumulatif) ; cet alourdissement se superpose à une variation journalière de la masse qui peut être attribuée aux réserves rapidement mobilisables (amidon et sucres solubles).

La *prise de poids matinale* correspond à l'augmentation de ces réserves rapidement mobilisables (les chloroplastes se chargent en amidon pendant cette période) : le bilan entre l'assimilation nette foliaire et les exportations libériennes est temporairement positif. Il est probable que l'assimilation est particulièrement active au début du jour (réajustement progressif à un régime d'équilibre), mais aussi qu'une latence des exportations contribue à cette prise de poids (latence de multiples systèmes enzymatiques durant la phase de rééquilibre du phytochrome initiée au début du jour).

Le bilan tend le plus souvent (mais non nécessairement) à s'inverser à un moment aléatoire (fin de matinée à début d'après-midi) ; une conséquence connue de cette discontinuité , qui marque le départ ou une accélération des translocations, est un épuisement progressif des réserves d'amidon. Le déclin de la masse surfacique peut cependant être minime, tant en durée qu'en importance. Quelle que soit son importance, la masse surfacique est plus élevée après le coucher du soleil qu'au début de la journée (fig. 10 et 11). On décèle ainsi un *alourdissement durable* des feuilles, qui se cumule d'une journée à l'autre.

Cet *alourdissement durable* se manifeste de manière distincte dans un cas où la prise de poids spécifiquement matinale n'intervient pas : il est alors uniforme (fig. 11, variété 3n du matériel 2). Pour les 6 courbes enregistrées (2 journées , 3 variétés), le taux journalier moyen du phénomène (gain de masse

surfacique pendant la journée, rapportée à la masse initiale) varie d'environ .5 à 2%.h^{-1} : il peut ainsi atteindre en certains cas la valeur spécifique enregistrée sur des fragments isolés (environ 2%.h^{-1} ; fig. 12)

Tout se passe comme s'il s'agissait bien de la même charge au niveau des parois, constamment optimale chez des fragments (limitée par l'activité de systèmes enzymatiques stimulés par le phytochrome ...), mais le plus souvent minimisée chez des feuilles attachées (compétition des translocations) : le taux optimal ne serait atteint chez ces dernières qu'en présence d'une relative déficience des translocations.

Pour les deux journées d'observations (fig. 10 et 11, 22-6 et 20-7), l'alourdissement durable est surtout important pour le 2n, et constamment moindre pour le 3n. A ces dates, les translocations seraient ainsi plus actives chez le 3n et relativement lentes chez le 2n. Le classement (3n > 4n >> 2n) correspond à celui obtenu d'après le poids de racines à la récolte (kg.m^{-2} ; tabl. 2, matériel 2). La progression de la *masse surfacique résiduelle* des feuilles actives pourrait ainsi apporter des informations utiles, relatives à l'activité des translocations. Son évaluation est simple : il suffit de récolter des feuilles en début de journée et de les placer 1 à 2h. à l'obscurité avant de prélever des rondelles.

La cinétique de l'alourdissement stable est cependant influencée par l'âge de la plante : la masse surfacique résiduelle de feuilles de même stade physiologique apparent tend ainsi à augmenter avec cet âge, comme le montre les observations successives du 22-6, 20-7 et du 7-8 (matériel 2, fig. 10 et 11). Cet effet de l'âge est plus ou moins marqué ou durable suivant les variétés. A la dernière observation (7-8), le classement suivant la masse surfacique résiduelle des feuilles s'établit à l'inverse de celui des niveaux de ploïdie (2n >> 3n > 4n), comme si les dimensions des cellules devenaient progressivement le paramètre déterminant de l'alourdissement stable.

Sur le *matériel 3*, les observations sur la masse surfacique concernent différentes feuilles récoltées simultanément (feuilles en fin d'expansion).

Sur les *plantes de serre* , la masse surfacique des feuilles actives apparait stabilisée à une valeur minimale (22 à 28 $mg.cm^{-2}$ de matière verte, soit environ 4 mg. de matière sèche) (tabl. 16). *En champ*, pour les mêmes feuilles, elle est également stabilisée à cette même valeur minimale pour la *variété inbred* 2n (4 à 4.30 mg. cm^{-2}, matière sèche; tabl. 15) ; elle tend à retourner tardivement à cette valeur pour les feuilles des deux autres variétés (hybride 3n et parent 4n, à rendements normaux) mais après avoir atteint des valeurs deux fois supérieures(7.5 à 9 $mg.cm^{-2}$, tabl. 15).

Les feuilles de l'inbred sont cependant capables d'un alourdissement temporaire : pour des feuilles plus jeunes (en expansion), la masse surfacique résiduelle du 2n est comparable à celle du 3n (7mg. cm^{-2}, observation du 30-7). Pour ce même échantillon du 30-7, un test gravimétrique manifeste un alourdissement normal de rondelles détachées, identique pour les deux variétés (fig. 23).

La déficience de l'*alourdissement durable* chez les feuilles de plantes élevées en serre peut être rapprochées des anomalies de l'assimilation (brute, nette) constatées en ce cas chez des fragments folaires. Elle pourrait donc faire intervenir des déficiences soit de l'appareil photosynthétique, soit des mécanismes responsables de la charge au niveau des parois (charge minimisée). La deuxième hypothèse semble plus probable : a) les anomalies de l'assimilation observées sur fragments sont supprimées par un séjour préalable des plantes en champ, sans que les teneurs en chlorophylle soient modifiées ; b) la réactivité des fragments est augmentée par des prétraitements qui augmentent la charge des feuilles en phytochrome total.

Le rendement déficient de l'inbred 2n, qui résulte d'une croissance anormalement faible de la racine, pourrait lui aussi faire intervenir des déficiences, soit de l'appareil photosynthétique, soit de mécanismes enzymatiques qui participent à la fois à l'alourdissement durable des feuilles et aux translocations. Ici encore, la deuxième hypothèse semble plus plausible : elle explique mieux que les effets de l'inbreeding sur la croissance affectent différentiellement la racine. Le principal aspect de la déficience limitant des translocations, concernerait toutefois la croissance endogène de la racine.

En définitive, la fonction assimilatrice des feuilles serait amortie chez l'inbred sous l'effet de déficiences qui minimisent à la fois les exportations hors des feuilles et l'autoconsommation dans les feuilles (charge des parois).

3° *Les traitements continus de défoliation réalisés sur l'hybride 3n du matériel 3 n'ont aucune incidence significative sur la croissance de la racine.*

Les traitements (abscission de toutes les feuilles impaires) sont entrepris en début, à la moitié ou à la fin de la première moitié de la période de croissance de la racine (26-6, 21-7, 16-8), et poursuivis ensuite jusqu'à la récolte sur les ébauches foliaires néoformées. Malgré la suppression continue de la moitié des feuilles et des ébauches foliaires, la couverture du sol par le feuillage demeure pratiquement permanente pour les trois traitements. Un déficit temporaire au début du premier traitement est cependant possible.

Les feuilles restantes suffisent ainsi à assurer une croissance normale de la racine. La récupération de la masse foliaire - qui atteint 20% à la récolte pour le premier traitement, mais seulement environ 10% pour les deux autres traitements - ne peut guère expliquer cette absence d'effets.

La thèse de l'ajustement de la fonction assimilatrice des feuilles actives sur la consommation des organes dépendants - constitués par la seule racine pour la betterave - semble confirmée. Chez les parcelles non défoliées, les feuilles travailleraient donc en deçà de leur possibilités ; chez les parcelles défoliées, la fonction assimilatrice des feuilles restantes se rééquilibre au niveau nécessaire pour couvrir les demandes de la plante, et notamment celle de la racine.

Il est surtout intéressant de constater que ce réajustement n'a aucune incidence sur la croissance de la racine : il ne constitue pas une "résistance" susceptible d'influer sur les rendements. Autrement dit, on peut douter que les mécanismes impliqués dans ce réajustement puissent contribuer à la variation variétale des rendements.

Une objection a trait au fait que la couverture totale du sol demeure permanente : si le flux de photons absorbé par les photosystèmes est le même, malgré la suppression de la moitié des feuilles, la fonction assimilatrice globale des feuilles pourrait être inchangée. Autrement dit, seule une faible fraction des feuilles fonctionnerait réellement chez les parcelles non défoliées.

La réduction permanente de près de la moitié de la masse foliaire correspond toutefois à une diminution considérable de l'assimilation nette globale chez les parcelles défoliées. Si la fonction d'assimilation demeurait invariante, une fraction plus importante serait disponible pour l'alimentation de la racine, dans l'hypothèse où la "source photosynthétique" limiterait l'assimilation nette globale. Ce n'est pas le cas.

Il reste une autre possibilité. La suppression de feuilles minimise certainement la respiration foliaire. La fonction assimilatrice serait moindre, mais mieux utilisée au profit de la racine, du fait de la diminution des pertes causées par la respiration.

Cette meilleure "exploitation" de la fonction d'assimilation chez les parcelles défoliées est en elle-même assez évidente - si l'on considère le rapport entre la masse récoltée et la masse totale des parcelles à la récolte.

Elle ne permet cependant pas d'expliquer l'absence de réponses appréciables au niveau de la croissance de la racine, pour les différents traitemnets réalisés : il s'agit apparemment d'une conséquence et non d'une cause.

Les résultats suggèrent beaucoup l'existence d'une *croissance endogène de la racine, qui régit le flux des translocations vers la racine. La fonction d'assimilation s'ajuste à ce flux, et s'adapte en conséquence à la demande de la racine.*

La concurrence qui se manifeste par ailleurs entre les exportations vers la racine et la *charge durable* des feuilles actives (parois cellulaires ....), dont l'un des aspects est l'optimisation de cette charge chez des fragments isolés, implique que ces deux voies de mobilisation font intervenir - au

niveau des feuilles -des mécanismes communs (systèmes enzymatiques). La déficience simultanée de ces deux voies chez l'inbred 2n (matériel 3) pourrait indiquer une déficience de ces mécanismes. Réciproquement, on peut espérer leur optimisation par l'hétérosis.

Malheureusement, les tests sur fragments n'apportent aucune information quant aux aptitudes variétales vis-à-vis de ces mécanismes : chez des fragments normalement réactifs - qui peuvent être également obtenus sur l'inbred 2n - l'assimilation ne dépend que de la capacité du stockage final (i.e. de la masse surfacique initiale des fragments).

Entre les variétés du matériel 2 qui diffèrent significativement quant aux poids de racines à la récolte (tabl.2), la charge durable des feuilles parait d'autant plus lente que la croissance de la racine est plus active. La croissance endogène de la racine semble bien constituer un phénomène déterminant du flux des exportations foliaires, lui-même modulateur de la fonction d'assimilation.

En définitive, les facteurs qui contribuent aux différences variétales de rendement - et à leur optimisation par l'hétérosis - concerneraient ,

- primairement: la croissance endogène de la racine ;
- secondairement: les mécanismes de la translocation, susceptibles d'opposer une résistance vis-à-vis de l'appel exercé par la racine.

L'influence propre de la ploïdie, dans les réponses des fragments et vraisemblablement dans les rendements en champ, pourrait être attribuée essentiellement à l'agrandissement des cellules, aboutissant à une extension des aires de stockage.

L'ajustement de la fonction d'assimilation sur le flux des exportations signifierait par ailleurs que cette fonction est partiellement découplée de l'activité des photosystèmes, i.e. de la photosynthèse. Les chloroplastes seraient ainsi en mesure d'exporter des quantités appréciables d'énergie (ATP) et de pouvoir réducteur ($NADPH_2$). L'amplification de l'extension des feuilles chez l'inbred 2n (tabl. 17) peut être une conséquence de ce découplement, amplifié par la minimisation des exportations. Les informations résumées ci-après suggèrent un rôle déterminant du phytochrome

dans l'exploitation de ce pouvoir réducteur excédentaire.

Sur le *plan physiologique*, l'intérêt se reporte sur les mécanismes extérieurs à la fonction d'assimilation foliaire, qui gouvernent la croissance des organes et la translocation des produits de l'assimilation. Pour la betterave,le premier aspect se limite à la croissance endogène de la racine.

Une information précise sur ces mécanismes est apportée par les recherches de SARKISSIAN et de ses collaborateurs sur la nature de l'hétérosis chez les céréales (maïs, blé, orge). L'hétérosis (+) relatif à la récolte de grains s'avère corrélatif de l' "hétérosis mitochondrial", mesuré in vitro sur la base du pouvoir phosphorylant de préparations de mitochondries extraites de plantules étiolées (scutellum, épicotyles) (fig. 24).

Fig. 24

L'utilisation de ces tests délicats pour une appréciation réelle de l'hétérosis "rendement" peut être discutée. Sauf constestation des résultats eux-mêmes, ils signifient qu'une part importance des potentialités de rendement concerne des mécanismes qui participent à l'activité des mitochondries,i.e. à la régulation de la respiration.

Deux informations complémentaires de grande importance sont apportées par cette équipe.

L'une a trait au phénomène de "complémentation" : pour un choix judicieux du substrat (α cétoglutarate, mais aussi malate pour l'orge et le blé), l'activité des préparations d'un hybride doué d'hétérosis est analogue à celle du mélange en parties égales des deux préparations parentales. Cette complémentation se situe apparemment au niveau de fonctionnement d'enzymes du cycle de KREBS, dépendantes du NAD (Mc DANIEL, SARKISSIAN, 1968).

L'autre concerne l'analyse du fonctionnement d'une de ces enzymes de la matrice interne des mitochondries, la citrate synthase qui ouvre le cycle de KREBS (SARKISSIAN, 1969).

L'enzyme est activée par l'auxine, qui se fixe sur les groupes SH de sites non catalytiques ; elle est libérée, au terme de la réaction catalysée, en un état oxydé insensible à l'auxine, pour lequel tous les groupes SH sont mobilisés dans des ponts S-S ; un système annexe présent dans les préparations maintient les réponses à l'auxine en rompant les ponts S-S ; ce système présente en outre la singulière propriété d'être détruit dans des préparations prégelées (-20°C).

Cette régulation allostérique au niveau de groupes SH n'est pas propre à la citrate synthase, mais s'étend à une

---

(+) L'hétérosis étant apprécié par l'augmentation relative des performances de l'hybride par rapport à celles du meilleur parent.

multiplicité d'enzymes SH, qui coexistent dans des états inactifs (groupes SH oxydés en ponts S-S ou bloqués par des inhibiteurs), et dans des états actifs ou activables par des hormones comme l'auxine. De nombreux inhibiteurs naturels agissent en bloquant des enzymes SH (inhibiteur de corrélation du pois, LIBBERT, 1964 ; lactones non saturées; THIMAN et CHOUARD, 1956).

SZENT GYORGYI (1967, 1968) postule l'existence chez les polycellulaires d'un couple red-ox unique, assurant une régulation instantanée du métabolisme en contrôlant les équilibres SH $\rightleftharpoons$ S-S dans des protéines (enzymes ...) : l'activité des systèmes primaires agissant directement sur ce couple - SZENT GYORGYI envisage lui-même la possibilité de systèmes photoréductibles - serait répercutée instantanément sur l'ensemble des systèmes SH asservis au couple. EDGAR (1970) observe qu'une telle fonction pourrait être exercée par le système ascorbique.

Cette régulation, telle qu'elle est imaginée pour rendre compte de phénomènes observés chez des organismes animaux, semble bien exister réellement chez les plantes. Si nous résumons les informations actuelles à cet égard (VINCENT, 1971 , 1972) - relatives aux propriétés du phytochrome et au processus de vernalisation - c'est d'une part parce qu'elles nous ont conduit à entreprendre une expérience complémentaire, mais surtout en raison des perspectives qu'elles ouvrent.

Chez le blé, la vernalisation des plantules s'accompagne de la progression d'un potentiel réducteur de ponts S-S (ELLIS et TRIONE, 1967) ; le processus s'identifie à une accumulation de phytochrome total (ensemble des formes du pigment) dans l'apex végétatif (VINCENT, 1971, 1972).

Le phytochrome est présent dans tous les organes, au niveau des membranes - notamment des parois cellulaires, des membranes du noyau et des chloroplastes (PRATT et COLEMAN, 1971). Son action primaire se localise très probablement - si l'on considère les événements métaboliques les plus immédiatement dépendants de son activité - sur une réduction de l'acide déhydroascorbique (DHA) par le $NADPH_2$. Par leur production de $NADPH_2$, les chloroplastes participent ainsi à des photodéplacements réversibles de la concentration d'équilibre du DHA dans des feuilles détachées, sous le contrôle direct du phytochrome (MAPSON et SWAIN, 1964, 1966) : l'action du phytochrome, dans de telles feuilles, se localise sur une réduction instantanée du DHA qui stimule une réoxydation inverse couplée à la respiration.

VINCENT, sur la base d'un réexamen d'ensemble des propriétés et des effets du phytochrome (+) propose le modèle décrit
Fig.25 sur la fig. 25, voisin de celui de SMITH (1970).

a) Le phytochrome coexisterait en l'état d'un précurseur P_1 insensible à la lumière et de formes photosensibles. Celles-ci peuvent être réparties en trois populations, constituées chacune de deux photoisomères mutuellement interconvertibles sous l'effet

---

(+) cf. également la monographie récente de ROLLIN (1970).

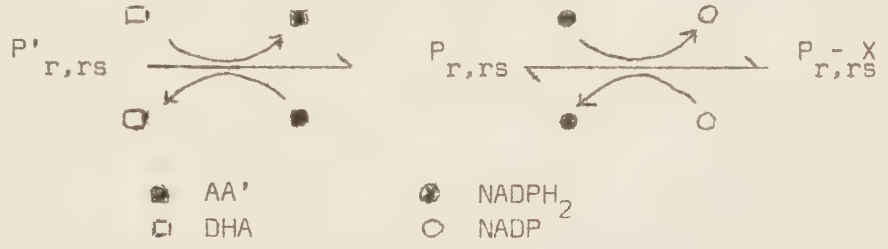
de la lumière suivant le mécanisme bien connu.

$$\text{isomères r} \underset{400 - 800 \text{ nm (max 730)}}{\overset{400 - 710 \text{ nm (max 660)}}{\rightleftharpoons}} \text{isomères rs}$$

Des photoéquilibres (+) dépendants de la seule qualité de la lumière s'établissent pour de très faibles énergies lumineuses.

En réalité, les spectres d'absorption des trois populations présentent des différences notables qui confirment la coexistence de ces populations . Certaines de ces différences ont des conséquences biologiques importantes.

b) Les trois populations de "pigment photoconvertible" sont deux à deux en équilibre , l'un de ces équilibres dépendant du système ascorbique et l'autre du NADP(H_2) :



Le système ascorbique contrôle parallèlement un équilibre entre le précurseur P_1 et la forme P_r (+). De plus, par une particularité qui assume la fonction essentielle, il se substitue partiellement au NADPH, pour assurer la réoxydation du P_{rs}-X en P_{rs} (et non celle P_r-X) (cf. fig. 25).

c) L'activité biologique du pigment repose sur deux propriétés :

- L'action catalytique, qui correspond à un transfert du pouvoir réducteur du $NADPH_2$ sur le système ascorbique, est spécifiquement assurée par la forme P_{rs} - X, seule réellement capable d'un déplacement unidirectionnel du couple ascorbique (réoxydation de P_{rs} - X par le couple ascorbique, correspondant à une réduction du DHA).

- La forme P'_{rs} présente une thermolabilité très supérieure à celle de son homologue P'_r : sa concentration d'équilibre est toujours négligeable sous des températures normales. Cette

---

(+) photoéquilibres = rapports $\frac{\text{isomères rs}}{\text{iso.(r+rs)}}$; ils dépendent surtout de l'énergie relative en radiations visibles au-delà de 710 nm ; les photorotations qui maintiennent ces équilibres s'accélèrent par contre en fonction de l'intensité lumineuse (sans saturation).

(++) le phytochrome, présent en l'état de tétramère, comporte plusieurs groupes SH. Les effets "en retour" du système ascorbique sur le pigment lui-même se conçoivent comme des déplacements S-S $\rightleftharpoons$ SH au niveau de certains de ces groupes.

thermolabilité de la population P' - surtout de P'_{rs} - entraîne une dénaturation continue et irréversible du pigment, plus ou moins équilibrée par la biosynthèse de P_1. D'où l'existence d'un flux permanent du pigment, dépendant du système ascorbique stimulé par P_{rs} - X.

d) Parmi d'autres particularités importantes qui contribuent au fonctionnement du phytochrome, on doit mentionner :

- une répression de la synthèse de P_1 par le pigment total (P_1 inclus), conduisant à l'arrêt de cette synthèse pour une certaine teneur en pigment total ; le résultat est une stabilisation plus ou moins rapide de la "charge" totale en phytochrome ;

- une absorption effective de la lumière RS (730 nm) par la forme P - X, contrairement aux formes P_r et P'_r ; le photoéquilibre s'établit ainsi vers 10 à 20 % pour la population P - X en lumière RS, alors qu'il est nul pour P et P' ; la lumière RS qui minimise la dénaturation du pigment (absence de P'_{rs}), réequilibre ce dernier dans un état fonctionnel pour lequel environ 5% du pigment photoconvertible correspond à du P_{rs} - X actif.

Chez des plantules étiolées, le stock des isomères r est relativement important alors que celui des isomères rs dépend de la faible dose de P_{rs} - X, initialement présente dans l'embryon. Un éclairement bref ou prolongé - qui établit les photoéquilibres et les maintient s'il est prolongé - bouleverse l'équilibre du pigment. Ce dernier se réajuste en quelques heures dans un nouvel état d'équilibre, avec augmentation de la concentration du P_{rs} - X fonctionnel.

Cette période de réajustement correspond à l'épuisement du P'_{rs} labile ; elle s'accompagne d'un flux accéléré du phytochrome, qui consomme la quasi totalité du potentiel ascorbique développé par P_{rs} - X, au détriment des réponses biologiques dépendantes de ce potentiel (activation d'enzymes) : ces réponses sont différées (latence).

Le réajustement au sein des populations P - X et P, après un éclair R, se manifeste par une brusque augmentation de la concentration du $NADPH_2$, laquelle retourne ensuite lentement vers son équilibre initial ; celui-ci est rétabli au terme de la période de réajustement (YAMAKI et FUJII, 1958). Le NADP suit évidemment une évolution inverse, mais sa réaccumulation est amplifiée par une promotion de sa synthèse à partir du NAD : le P_{rs}-X active en effet la NAD kinase qui contrôle cette synthèse (TEZUKA et YAMAMOTO, 1972).

L'impulsion initiale du rapport $NADPH_2$/NADP caractérise un flux rapide entre le P_{rs} - X et le P_{rs} néoformé, progressivement équilibré par le flux croissant de P_r vers P_r-X (cf. fig. 25). Cette impulsion peut être enregistrée par des déplacements du potentiel électrique des organes (JAFFE, 1968) ; elle modifie

la perméabilité des membranes aux ions (K^+, Ca ...), et entraîne des réponses instantanées telles que des mouvements de folioles (JAFFE et GALSTON, 1967).

Les réponses différées (activation d'enzymes) sont par contre asservies au potentiel ascorbique et de ce fait liées à la concentration d'équilibre de P_{rs} - X ; elles dépendent seulement de la qualité de la lumière dans le cas de brefs éclairs (au delà de faibles énergies), mais surtout de son intensité dans le cas d'éclairements prolongés. En ce dernier cas, la concentration d'équilibre finale de P_{rs} - X est analogue pour les diverses qualités de lumière, mais le flux fonctionnel de P_{rs} - X vers P_{rs} augmente en fonction de la vitesse des rotations entre les photoisomères. Cette action de l'intensité est pratiquement dépourvue de saturation : elle correspond à une photostimulation généralisée du métabolisme (notamment de la respiration), exercée par la voie de multiples systèmes enzymatiques asservis au système ascorbique.

Tous ces systèmes, dont le phytochrome lui-même, sont mutuellement solidaires en ce que le déplacement différentiel de l'un ou de certains vers des états SH ou S-S est rééquilibré par un déplacement inverse d'autres systèmes (VINCENT, 1971) : le couple ascorbique intervient comme médiateur commun de ces transferts de ponts S-S entre systèmes.

Ces propriétés confèrent au système phytochrome-ascorbique les fonctions d'une centrale de coordination de l'activité cellulaire, capable d'intégrer non seulement les signaux émis par le climat (qualité et intensité de la lumière, durée de la nuit, température), mais aussi une multitude d'informations concernant l'état du métabolisme.

Il est enfin important de souligner que l'activité du phytochrome peut s'exercer en l'absence complète de lumière.

Dans l'embryon des graines sèches, le phytochrome est en totalité ou souvent en quasi totalité seulement, en l'état inactif P_1 : dans les nombreux cas où la germination se réalise normalement à l'obscurité (betterave en particulier), les embryons contiennent en outre une certaine quantité de P_{rs} - X actif (cf. ROLLIN, 1970 p. 54-55). Pendant l'imbibition, le stock de P_1 se déplace en partie vers P_r (cf. VINCENT, 1970) , tandis que celui de P_{rs} - X se stabilise en un état d'équilibre : cette fraction fonctionnelle demeure présente dans les racines.

Nous retiendrons surtout deux aspects de ces mécanismes :

1 - Le système phytochrome exerce certainement une influence prépondérante sur l'assimilation nette globale - chez des plantes entières comme dans les tests sur fragments de feuilles - en modulant les "demandes" . On sait à cet égard que le phytochrome est directement concerné dans tous les phénomènes de la photomorphogenèse chez les plantes (HARTMAN, ... 1966), et qu'il participe

notamment à l'ensemble ou la quasi totalité des réponses hormonales.

2 - Quand le phytochrome est dans son régime d'équilibre - à la lumière ou à l'obscurité - sa synthèse et sa dénaturation sont simultanément entraînées par son flux.

Le bilan des deux voies, si la synthèse est relativement active (non ou peu réprimée), peut correspondre à une lente accumulation du pigment total, jusqu'à la charge optimale qui correspond à l'arrêt de la synthèse (complète répression) ; le système oscille ensuite autour de cette valeur optimale, avec des variations corrélatives de la charge en P_{rs} - X et du métabolisme (+) . La phase d'accumulation correspond à la "vernalisation" (VINCENT, 1971).

L'accumulation du phytochrome intervient ainsi dans tous les organes, mais seulement sous des conditions qui sont celles de la "vernalisation" :

a) sous de faibles températures (inférieures à environ 13°C), telles que le taux de la dénaturation soit inférieur à celui de la synthèse ;

b) dans le cas de bourgeons, l'accumulation est ralentie par des jours longs ; ceux-ci déplacement l'utilisation du potentiel ascorbique vers le métabolisme (activé par les jours longs), au détriment du flux du phytochrome (chez le blé, la vernalisation est même totalement interrompue pendant une période critique de l'année centrée sur le solstice de juin).

Une autre variation, journalière celle-ci et qui ne concerne que la fraction photoconvertible, se superpose à cette évolution de la charge du pigment total. Elle intervient notamment dans les feuilles.

Pendant la nuit, la dénaturation du pigment est minimisée (non renouvellement du P'_{rs}); le flux proportionnel à la concentration d'équilibre de P_{rs}-X permet ainsi une réaccumulation nocturne des formes photoconvertibles (isomères r). Le stock de P'_{rs} produit par la lumière à partir du P'_{r} néoformé, décline pendant les premières heures de la journée, jusqu'à son épuisement qui correspond au rééquilibre du phytochrome. Le taux de cette "destruction" du pigment photoconvertible est minimisé en milieu naturel en raison des faibles températures matinales, mais optimisé en conditions de serre. Les dosages spectrophotométriques in vivo confirment que le taux de la recharge nocturne en formes r est prpportionnel à la concentration d'équilibre du P_{rs}-X (CLARKSON et HILLMAN, 1967).

(+) Toutes les réponses dépendantes de P_{rs}-X ,quand cette charge optimale du phytochrome est réalisée, présentent de telles oscillations. C'estle cas notamment de la fig. 4 ; la participation du phytcchrome à"l'assimilation" des disques foliaires est confirmée par l'expérience résumée dans la fig. 27.

Nous nous sommes donc demandés si la déficience observée chez les plantes de serre quant au potentiel assimilateur des rondelles (fig. 7 et 8), déficience qui peut être supprimée par un séjour préalable des plantes en milieu naturel, ne concernait pas leur teneur en phytochrome photoconvertible.

Le dispositif expérimental utilisé pour tester cette hypothèse consiste à augmenter ou à diminuer pendant 12 cycles consécutifs le taux de la recharge nocturne de la fraction photoconvertible, au moyen d'éclairs R ou RS apportés au début de chaque nuit (contrôle de la concentration d'équilibre nocturne de P_{rs}-X). Au terme des 12 cycles, l'activité des rondelles de feuilles est appréciée par gravimétrie.

Nous avons utilisé le tabac (variété Xanthi) qui se prête mieux au test gravimétrique par ses feuilles lisses (mesures plus précises).

Des plantes de 55 jours élevées en serre (25°C ± 3°, lumière naturelle, durée du jour stable de 16 h : fin juin - début juillet) sont placées pour 12 jours dans deux enceintes climatisées à raison de 10 plantes par enceinte (20°C ± 1° ; hygrométrie 70-80% ; durée du jour de 14 h ; lumière fluorescente blanche). Un dispositif temporisé permet des éclairements annexes de courte durée en lumière R (max. 660nm;absence de radiations au-delà de 710 nm), ou RS (720-800nm ; absence de radiations en deçà de 710nm) ; les sources lumineuses, externes, n'ont aucune influence sur la température dans les enceintes.

Des tests préalables sur la germination de graines de laitues (variété Merveille des 4 Saisons) ont permis d'ajuster la durée des éclairs de manière à obtenir des énergies supérieures aux doses requises pour obtenir les équilibres photostationnaires au niveau du phytochrome (éclairs de 6' et 8' respectivement, pour le R et le RS).

Deux expériences consécutives sont réalisées :

1ère expérience : un éclair R (6') au début de chaque nuit, pendant les 12 jours d'incubation

2ème expérience : un éclair R immédiatement suivi d'un éclair RS (8'), dans les mêmes conditions.

Pour chaque expérience, les plantes placées dans l'enceinte de contrôle (absence d'éclairs actiniques) servent de témoins.

A la fin des 12 jours d'incubation, une feuille de même stade physiologique (fin de croissance) est récoltée en fin de la période obscure sur chacune des plantes ; des disques sont prélevés en lumière monochromatique RS et répartis dans des boîtes de Pétri, à raison d'un disque par plante (10 disques par boîte).

Le poids initial des disques est apprécié sur le lot résiduel de disques (environ 60 disques). Les boîtes sont simultanément exposées à une lumière incandescente de 95 $w.m^{-2}$ (20°C ± 1, hygrométrie 70-80%). Les expériences n'étant pas renouvelées, le matériel n'est pas soumis au prétraitement habituel sous la lumière expérimentale destiné à supprimer la latence des réponses.

Chaque durée d'éclairement (un résultat) correspond à la moyenne de 2 boîtes de Pétri (20 disques de 2.54 cm2).

La 1ère expérience montre une augmentation possible de la réactivité des disques pour les plantes soumises aux éclairs R (fig. 26a) ; la différence par rapport aux témoins est toutefois inférieure à la limite de signification (seuil .05 ; P < .20).

Fig. 26

La 2ème expérience donne une indication inverse, dans le cas des plantes soumises aux éclairs successifs R - RS (fig. 26b) ; la différence par rapport aux témoins est en ce cas très proche de la limite de signification (seuil .05 , P < .10).

Pour chaque expérience, la réactivité est appréciée par la pente moyenne de la réponse sinusoïdale qui s'initie après une latence courte, mais variable ; on constate des effets secondaires des traitements sur cette latence.

La réactivité des témoins est rigoureusement la même pour les deux expériences - $k = (4.11 \pm .74).10^{-2}$, ce qui autorise les comparaisons entre les traitements R - $k = (5.32 \pm .41).10^{-2}$ et R - RS - $k = (3.39 \pm .16).10^{-2}$. La différence est hautement significative, au bénéfice des premiers (P < 0.001) (fig. 26).

Le stock d'équilibre du phytochrome actif dans les feuilles semble donc participer effectivement à la réactivité des disques.

On notera que la différence se manifeste dans des conditions particulièrement défavorables : chez des plantules de serre, et après une période d'adaptation de 12 jours sous des cycles de lumière artificielle blanche.

Cette lumière - par son action sur les photoéquilibres du phytochrome - a des effets biologiques comparables à ceux de la lumière R : elle minimise le stock d'équilibre du phytochrome photoconvertible (et de ce fait la réactivité aux éclairs R ou Rs), en optimisant la dénaturation du pigment par la voie de P'_{rs}.

L'action du système phytochrome -ascorbique ne concernerait d'ailleurs pas seulement le niveau des"demandes", mais s'étendrait à la mobilisation et au transport des réserves dans la

plante. Une promotion de l'activité du phytochrome s'accompagne ainsi d'une promotion de l'incorporation de saccharose (GOREN et GALSTON , 1966).

La promotion auxinique de l'élongation cellulaire, qui repose sur l'activation de cellulases qui dégradent les parois (TANIMOTO et al, 1968 ; SHIMODA et al, 1971), et de l'invertase qui libère les substrats nécessaires à leur reconstruction en hydrolysant le saccharose (KAUFMAN et al, 1967), est dépendante du phytochrome.

Le transport des sucres dans les parenchymes fait intervenir le fonctionnement de l'invertase présente dans les espaces intercellulaires (BOWEN et HUNTER, 1972).

VIII - PERPECTIVES D'APPLICATION

Les résultats suggèrent de poursuivre des recherches d'application dans les directions suivantes :

1° Le comportement des autotétraploïdes obtenus à partir de plantes F_1 hétérozygotes (croisements entre lignées diploïdes inbreds),et l'utilisation de ces géniteurs doivent être systématiquement étudiés.

2° L'évolution de la masse sèche surfacique stable des feuilles demanderait à être précisée sur la base de mesures journalières (rondelles prélevées sur des feuilles préalablement maintenues à l'obscurité) ; un objectif serait de mieux apprécier les relations entre cette évolution et les rendements.

3° Compte tenu du caractère bisannuel de la betterave (l'état initial de vernalisation des plantules, correspondant à la charge des organes en phytochrome total, est sous optimal), et de la contribution probable du phytochrome aux mécanismes déterminants de la croissance, il serait intéressant d'étudier la variation variétale de l'état initial de vernalisation du matériel, pour confronter cette variation à celle des rendements.

Cet état initial ne peut évidemment dépasser le seuil critique - variable suivant les climats - qui déclenche la montée à graine pendant la première saison (période de culture).

En deçà de ce seuil, le niveau de l'état de vernalisation pourrait avoir des conséquences qu'il importe de préciser. Une exigence préalable est de s'assurer que les techniques couramment utilisées pour apprécier l'état initial de vernalisation chez d'autres espèces sont applicables à la betterave (vitesse relative de la floraison en jours continus, la lumière d'appoint étant *incandescente* pour supprimer la dévernalisation ; 20°C).

IX - CONCLUSIONS

Les conclusions suivantes peuvent être proposées :

1° L'exploitation de lignées diploïdes homozygotes de betterave (matériel inbred) pourrait être orientée vers la tétraploïdisation de descendants F_1, et la création de formules balancées triploïdes et tétraploïdes à partir de ces géniteurs.

2° En milieu naturel, dans des conditions de culture normales, la *croissance endogène de la racine limite la fonction assimilatrice des feuilles*. Une fraction résiduelle de l'assimilation est mobilisée dans un alourdissement stable des feuilles actives, vraisemblablement au niveau des parois cellulaires.

3° L'évolution comparée de cet alourdissement pourrait permettre une appréciation relative du flux des exportations vers la racine.

4° Les tests d'assimilation sur fragments foliaires n'apportent aucune information quant aux aptitudes variétales. Le processus d'alourdissement est optimisé, mais son taux ne dépend plus que de la masse sèche surfacique initiale des échantillons, suivant une relation non variétale.

5° La croissance endogène de la racine répond à l'hétérosis ; inversement, cette croissance est considérablement et continuellement minimisée chez un inbred diploïde. Ce dernier manifeste par ailleurs des déficiences au niveau des mécanismes mobilisateurs des produits de l'assimilation : l'alourdissement des feuilles est aléatoire

6° Une déficience analogue mais plus constante se

manifeste chez les plantes élevées en serre (jours longs ; températures relativement stables) ; elle peut être effacée par un séjour des plantes en champ, et accentué ou minimisée par des traitements qui diminuent ou qui augmentent la charge des feuilles en phytochrome total.

BIBLIOGRAPHIE

BOWEN J.E., HUNTER J.E., 1972. Sugar transport in immature internodal tissue of sugarcane. II mechanism of sucrose transport.
Plant Physiol., 49, 789-793.

CLARKSON D.T., HILLMAN W.S., 1967. Apparent phytochrome synthesis in pisum tissue.
Nature, 213, 468-470.

DEMARLY Y., 1972. Commentaires sur les aptitudes à la combinaison.
Ann. Amél. Pl., 22, 187-200

EDGAR J.A., 1970. Dehydroascorbic acid and cell division.
Nature, 227, 24-26.

ELLIS R.W., TRIONE E.J., 1967. Sulphydryl and disulfide patterns associated with vernalization of wheat.
Physiol. Plant., 20, 106-112.

ESSAD S., TOUVIN H., 1959. Techniques de production et de contrôle des betteraves polyploïdes.
Ann. Amél. Pl., IV, 553-574.

GOREN R., GALSTON A.W., 1966. Control by phytochrome of 14C-sucrose incorporation into buds of etiolated pea seedlings.
Plant Physiol., 41, 1055-1064.

HARTMANN K.M., 1966. A general hypothesis to interpret "high energy phenomena" of photomorphogenesis on the basis of phytochrome.
Photochemistry and Photobiology, 5, 349-366.

HUMPHRIES E.C., FRENCH S.A.W., 1969. Photosynthesis in sugar beet depends on root growth.
Planta, 88, 87-90.

ibid 1969. Effect of seedling treatment on growth and yield of sugar beet in the field.
Ann. Appl. Biol., 64, 385-393.

HUMPHRIES E.C., STOFFE R.W., 1972. Rooted leaves for physiological experiments
Planta, 104, 352-356.

JAFFE M.J., 1968. Phytochrome mediated biolectrical potentials in mung bean seedlings.
Science, 162, 1016-1017.

JAFFE M.J., GALSTON A.W., 1967. Phytochrome control of rapid nyctinastic movements and membrane permeability in *Albizzia julibrissin.*
Planta, 77, 135-141.

KAUFMAN P.B., GHOSHEN N., IKUMA H., 1968. Promotion of growth and invertase activity by gibberellic acid in developing avena internodes.
Plant Physiol., 43, 29-34.

KING R.W., WARDLAW I.F., EVANS L.T., 1967. Effect of assimilate uptake utilization on photosynthetic rate in wheat.
Planta, 77, 261-276.

LIBBERT E., 1964. Significance and mechanism of action of natural inhibitors in : *Régulateurs naturels de la croissance végétale, 387-405, édit. C.N.R.S. Paris.*

Mc DANIEL R.G., 1972. Mitochondrial heterosis and complementation as biochemical measures of yield.
Nature New Biol., 236, 190-191.

Mc DANIEL R.G., SARKISSIAN I.V., 1968. Mitocondrial heterosis in maize.
Genetics, 59, 465-475.

MAPSON L.W., SWAIN T., 1964. Influence of red and far red light on the photooxidation of ascorbic and photoreduction of its oxidized forms.
Nature, 204, 886.

ibid. **1966.** Control of photooxidation and reduction of ascorbate by phytochrome or similar compound.
Phytochem . 5, 829-853.

MOCHIZVKI A., SUEOKA N., 1955. Genetic studies on the number of plastids in stomata I Effects of autopolyploidy in sugar beets.
Cytologia, 20, 358-366.

NOBEL P.S., 1967. A rapid technique for isolating chloroplasts with high rates of endogenous photophosphorylation.
Plant Physiol., 42, 1389-1394.

PRATT L.H., COLEMAN R.A., 1971. Immunocytochemical localization of phytochrome
Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 68, 2431-2435.

ROLLIN P., 1970. Phytochrome, photomorphogenèse et photopériodisme.
edit. *Masson et Cie, Paris (136p.)*

SARKISSIAN I.V., 1968. Nature of molecular action of 3-indoleacetic acid in : *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances edit. Wightman & Setterfield (1642p), 473-485.*

SHIMODA Ch., YANAGISHIMA N., 1971. Role of cell wall-degrading enzymes in auxin-induced cell expansion in yeast.
Physiol. Plant., 24, 46-50.

SMITH H., 1970 - Phytochrome and photomorphogenesis in plants
Nature, 227, 665-668.

SZENT-GYORGYI A., 1968. Bioelectronics.
Science, 161, 988-990.

SZENT-GYORGYI A., EGYUD L.G., Mc LAUGHLIN J.A., 1967. Keto-aldehydas and cell division.
Science, 155, 539-541.

TANIMOTO E., MASUDA Y., 1968. Effect of auxin on cell wall degrading enzymes
Physiol. Plant., 21, 820-826.

TEZUKA T., YAMAMOTO Y., 1972. Photoregulation of nicotinamide adenine kinase activity in cell free extracts.
Plant Physiol., 50, 458-462.

THIMANN K.V., CHOUARD P., 1956. Les auxines.
in : *Les facteurs de la croissance cellulaire. édit. Masson & Cie, Paris, 77-155.*

VINCENT A., 1971. Régulation du métabolisme par le système phytochrome-ascorbique.
EUCARPIA, Proc. Dijon 1971, edit. St Amél. Pl. B.V. 1540 21-DIJON.

VINCENT A., 1972. Relations between vernalization, hardening and phytochrome.
Coll. on the winter hardiness of Cereals, Proc. Martonvásár 1972 (sous presse).

YAMAKI T., FUJII T. 1968. Effect of light on auxin transport through the node tissue of Avena Seedling.
in : *Biochemistry and Physiology of plant growth substances edit. Wightman & Setterfield (1642p.) 1025-1036 (fig.4).*

BIBLIOGRAPHIE (addendum)

HEWS C.S. , KROTOV G., CANVIN D.T. , 1969(a) Determination of the rate of CO_2 evolution by green leaves in light.
Plant Physiol., 44, 662-670

" " 1969(b) Effets of temperature on photosynthesis and CO_2 evolution in light and darkness by green leaves
Plant Physiol., 44, 671-677

NEAALES T.F., INCOLL L.D., 1968. The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf : a review of the hypothesis.
Bot. Rev., 34, 107-252.

PICKETT J.M., MYERS J., 1966. Monochromatic light saturation curves for photosynthesis in Chlorella.
Plant Physiol., 41, 90-98.

THORNE G.N., EVANS A.F., 1964. Influence of tops and roots on net assimilation rate of sugar beet and spinach beet and grafts between them.
Ann. Bot., 28, 499-508.

TURNER W.B., BIDWELL R.G.S., 1965. Rates of photosynthesis in attached and detached bean leaves, and the effect of spraying with indole-acetic acid solution
Plant Physiol., 40, 446-451.

WASSINK E.C., VERMEULEN D., REMAN G.H., KATZ E., 1938 On the relation between fluorescence and assimilation in photosynthesizing cells.
Enzymologia, 5, 100-109.

Planche I - *G : 55.500*

En haut, à gauche : chloroplaste du mésophylle. Noter l'agglomération des gobules osmiophiles sur les grains d'amidon.

En bas, à droite : chloroplaste de l'épiderme. Noter l'absence de granas et d'amidon, mais la présence de lamelles intergranaires et de globules osmiophiles.

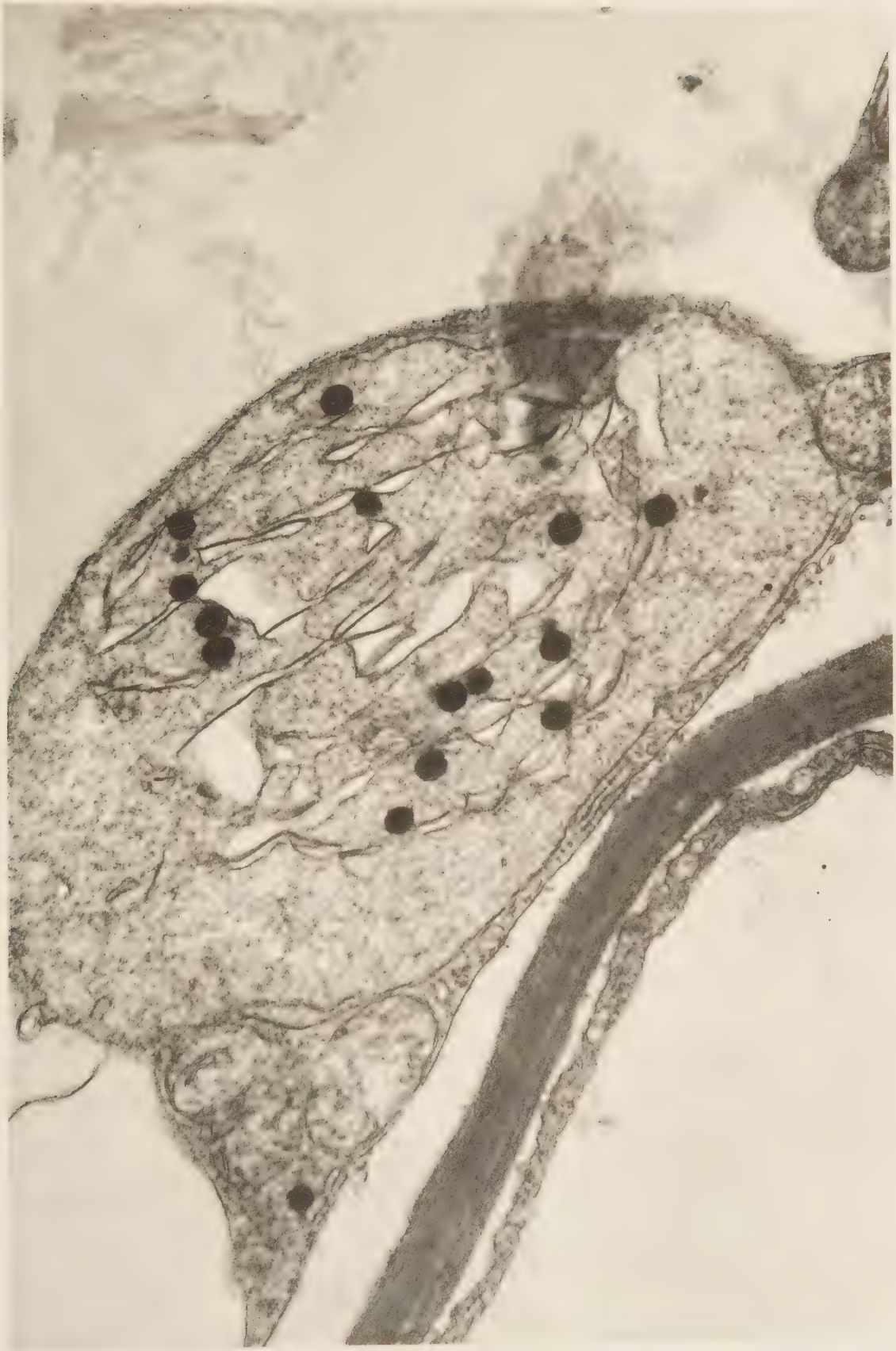
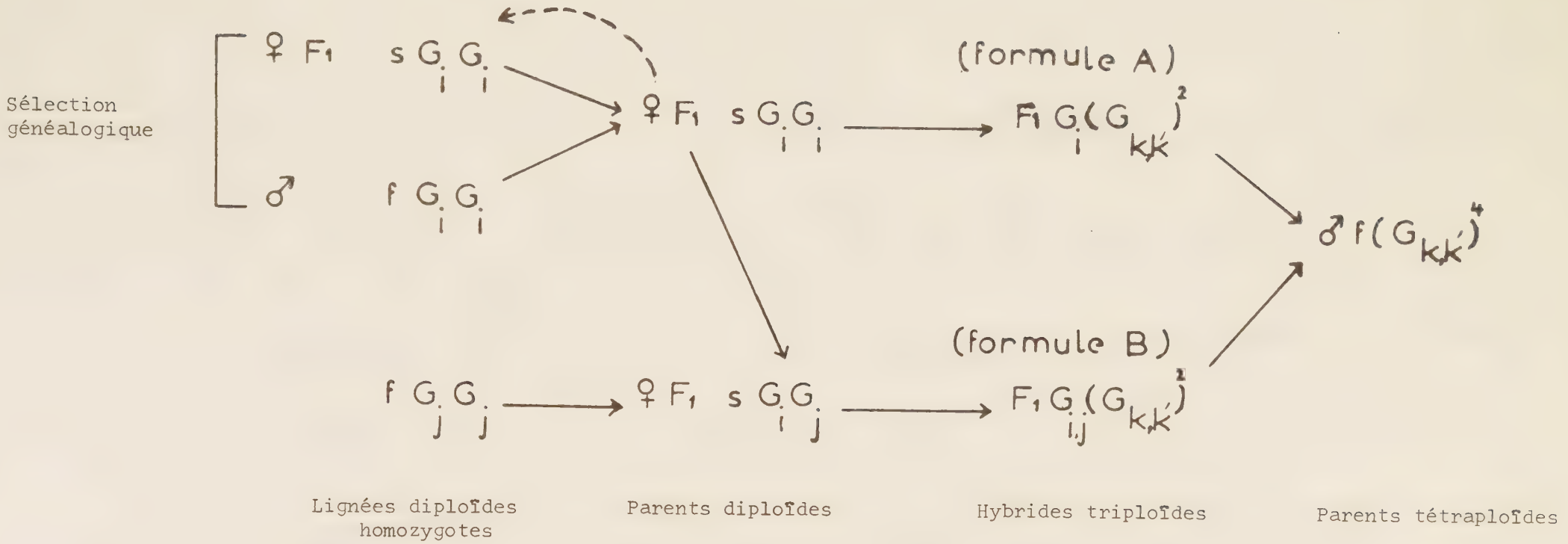


Planche II - *G : 55.500*

Chloroplaste de l'épiderme accolé à des mitochondries.

A N N E X E N°1 : FIGURES

FIGURE 1 - ORIGINE ET CONSTITUTION DU MATERIEL



s,f = cytoplasme mâle stérile ou mâle fertile
G = génome de base (n = 9) $G_i \neq G_j \neq G_k \neq G_{k'}$

Dans le texte et dans la figure 2, les symboles G_a, G_b etc... sont remplacés par A, B...

Fig. 2 Schema d'obtentiont de Formules polyploides balencèes

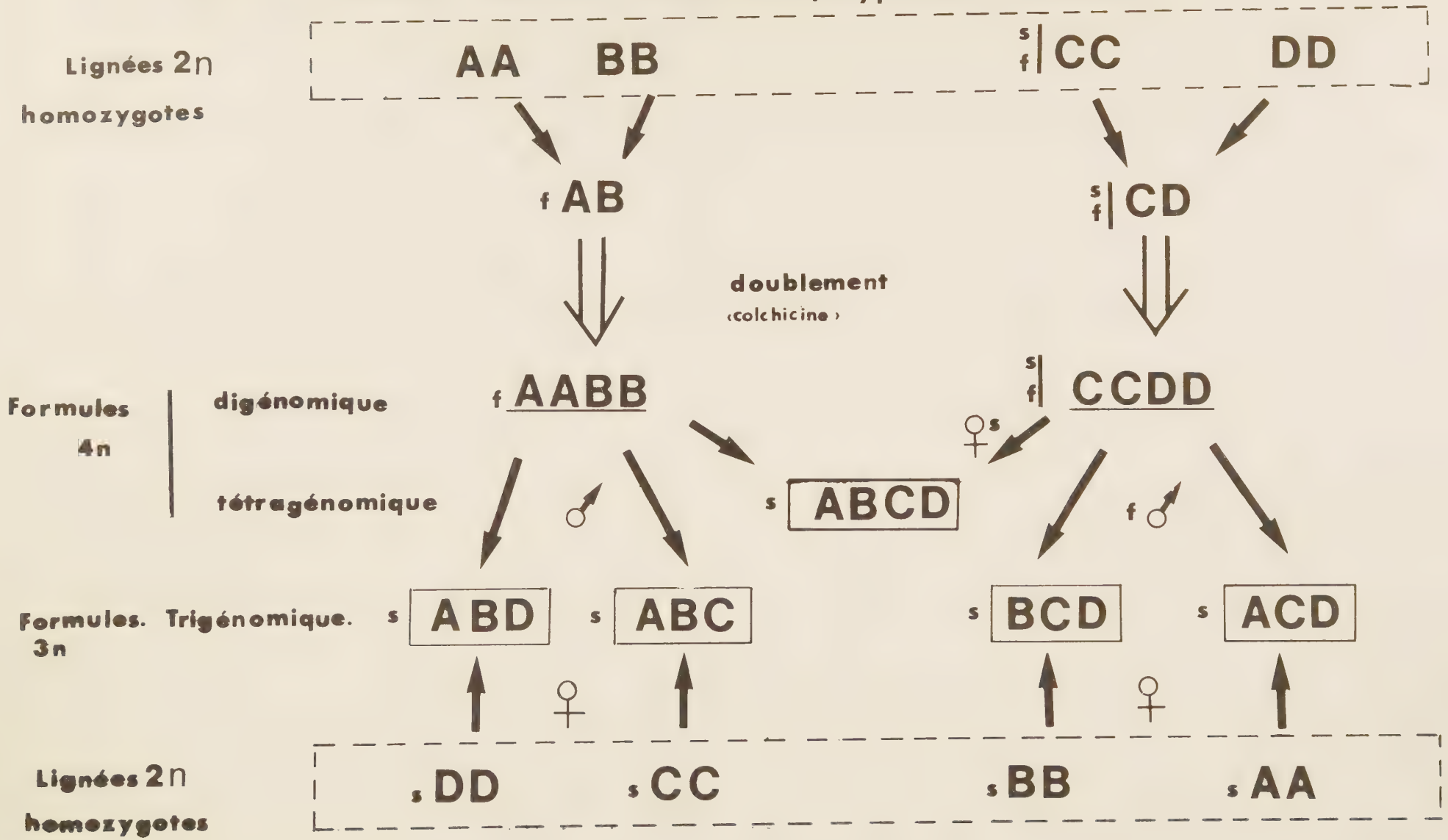
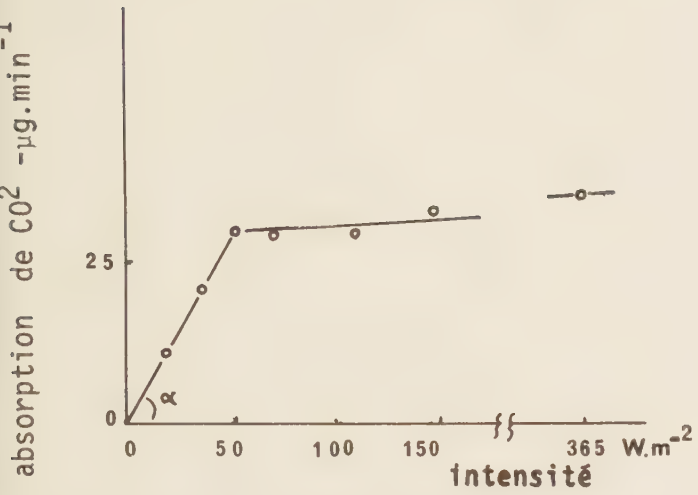


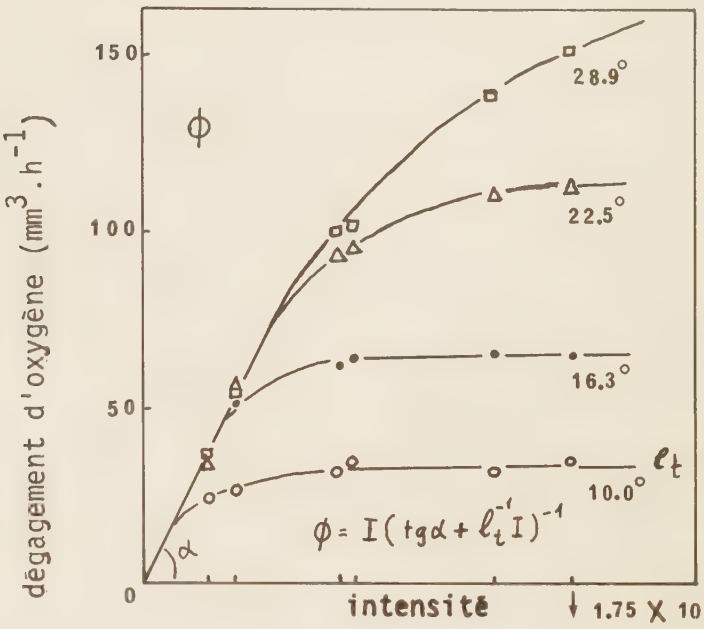
Fig. 3 - PHOTOSYNTHESE - COURBES DE REPONSES A L'INTENSITE LUMINEUSE

a) assimilation brute



feuille attachée de haricot ; lumière incandescente (d'après TURNER & al, 1965)

b) activité photosynthétique



courbes à diverses températures obtenues sur *Chlorella* (d'après WASSINK & al, 1958)

c) assimilation nette

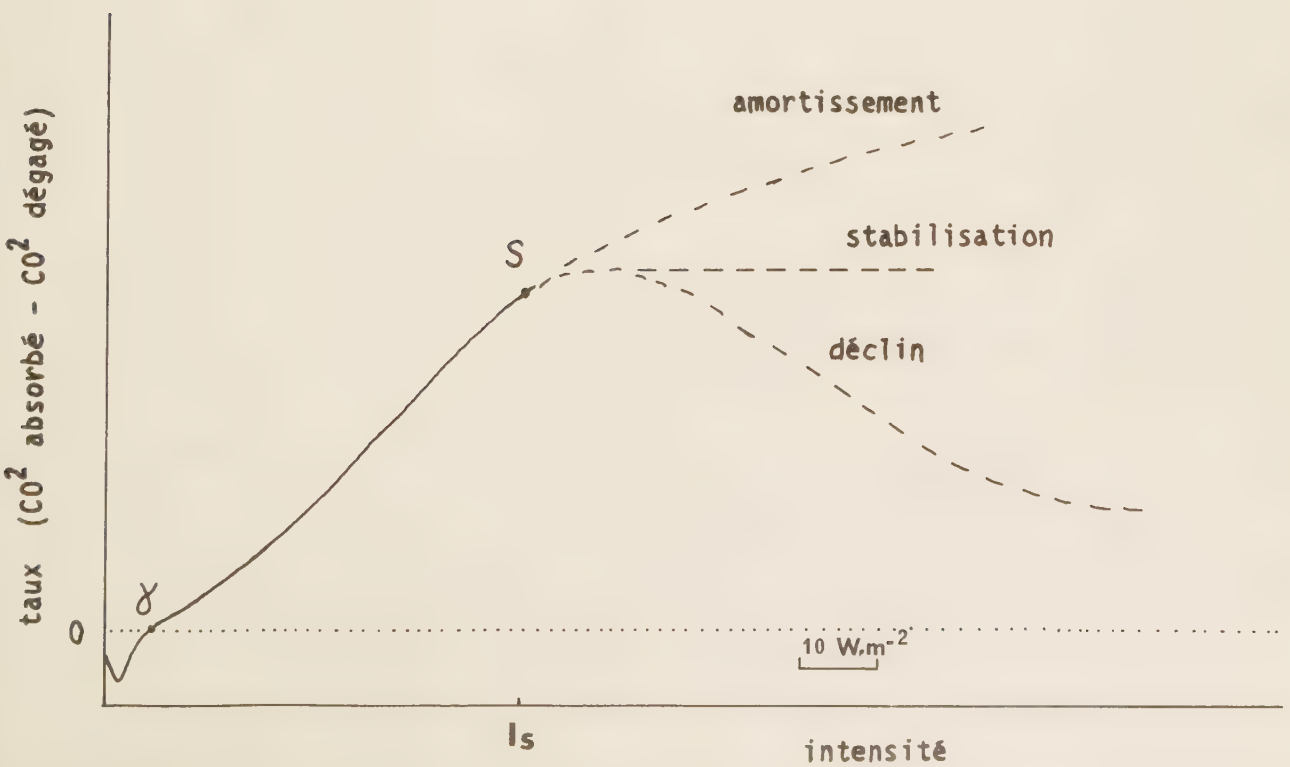
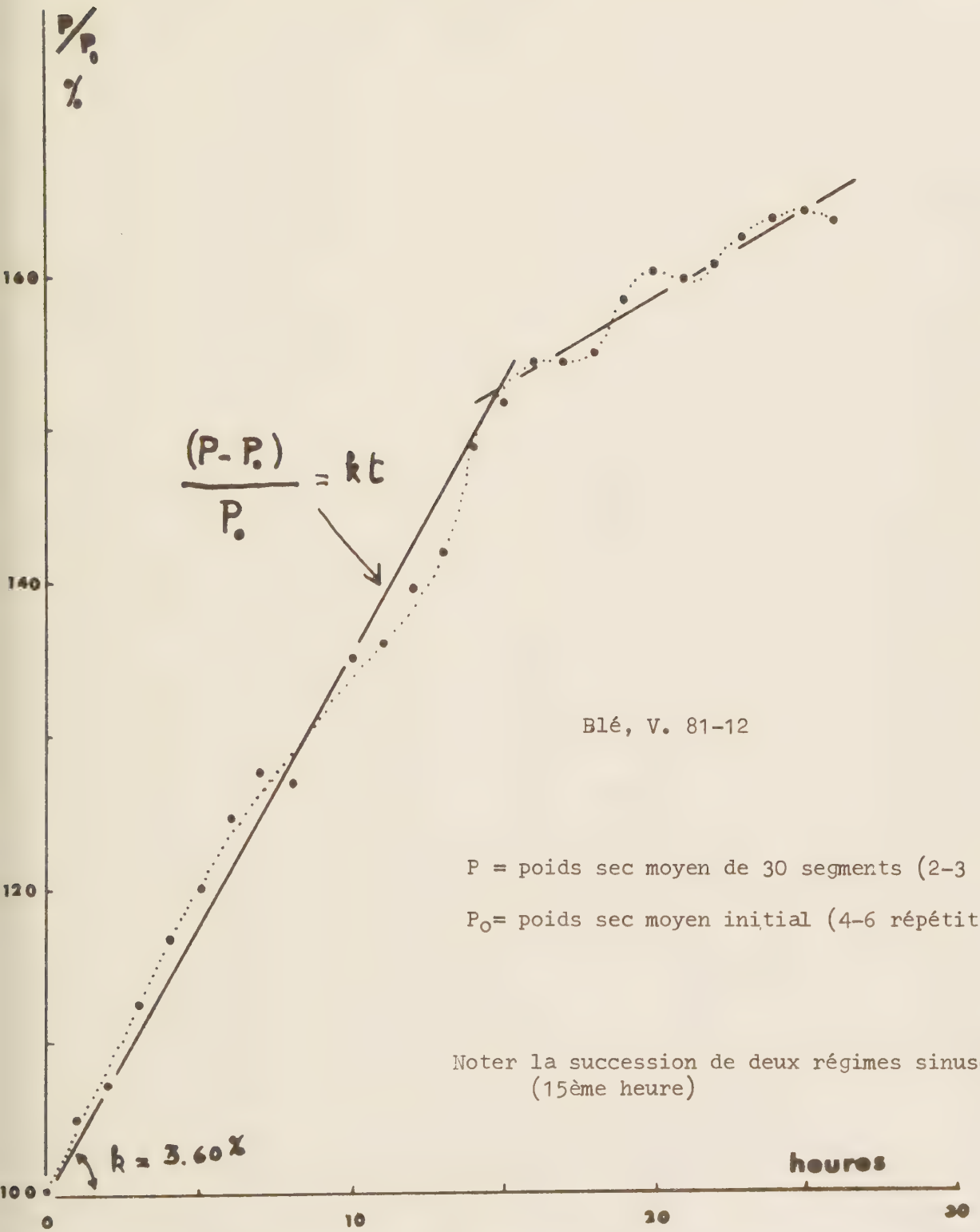


Fig. 4 Evolution du poids sec chez des segments de feuilles exposées à la lumière (blé)



Blé, V. 81-12

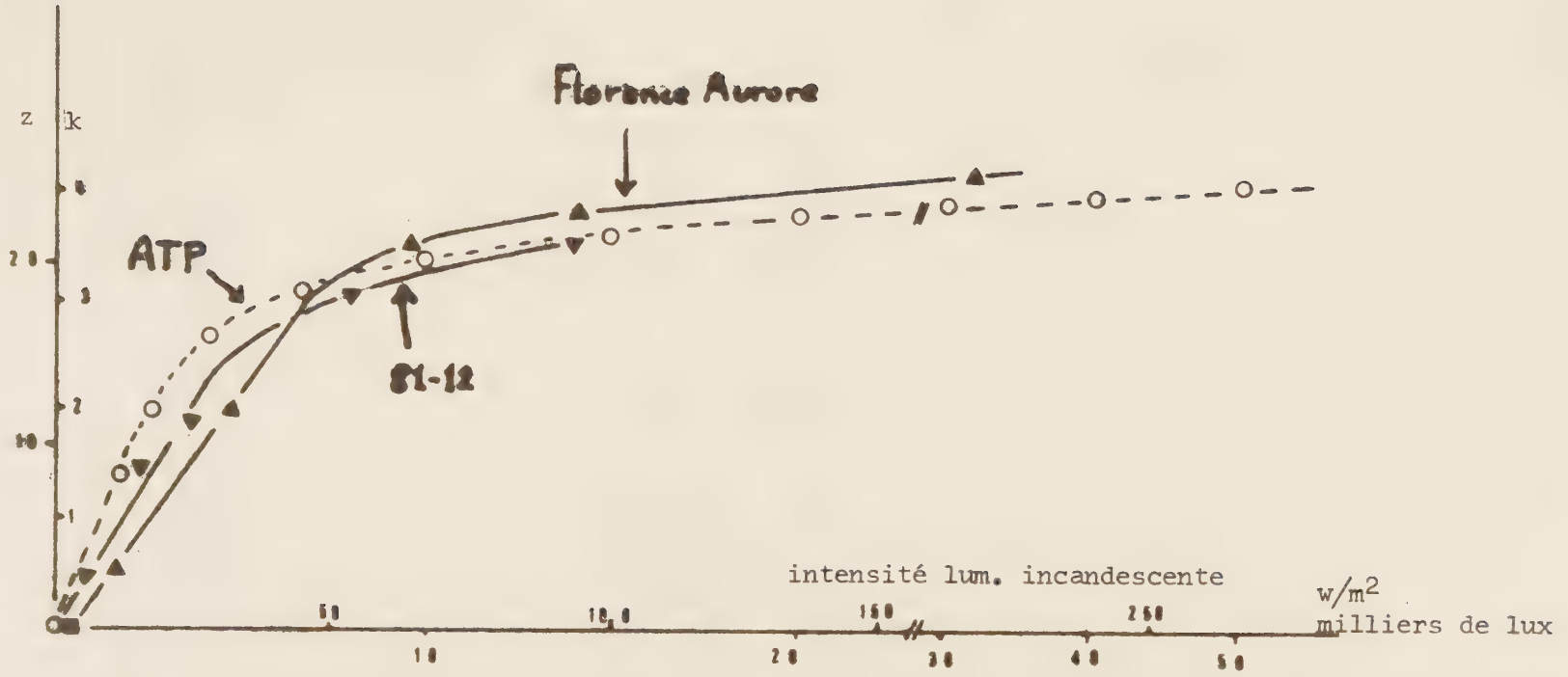
P = poids sec moyen de 30 segments (2-3 répétitions)

P_o= poids sec moyen initial (4-6 répétitions)

Noter la succession de deux régimes sinusoïdaux (15ème heure)

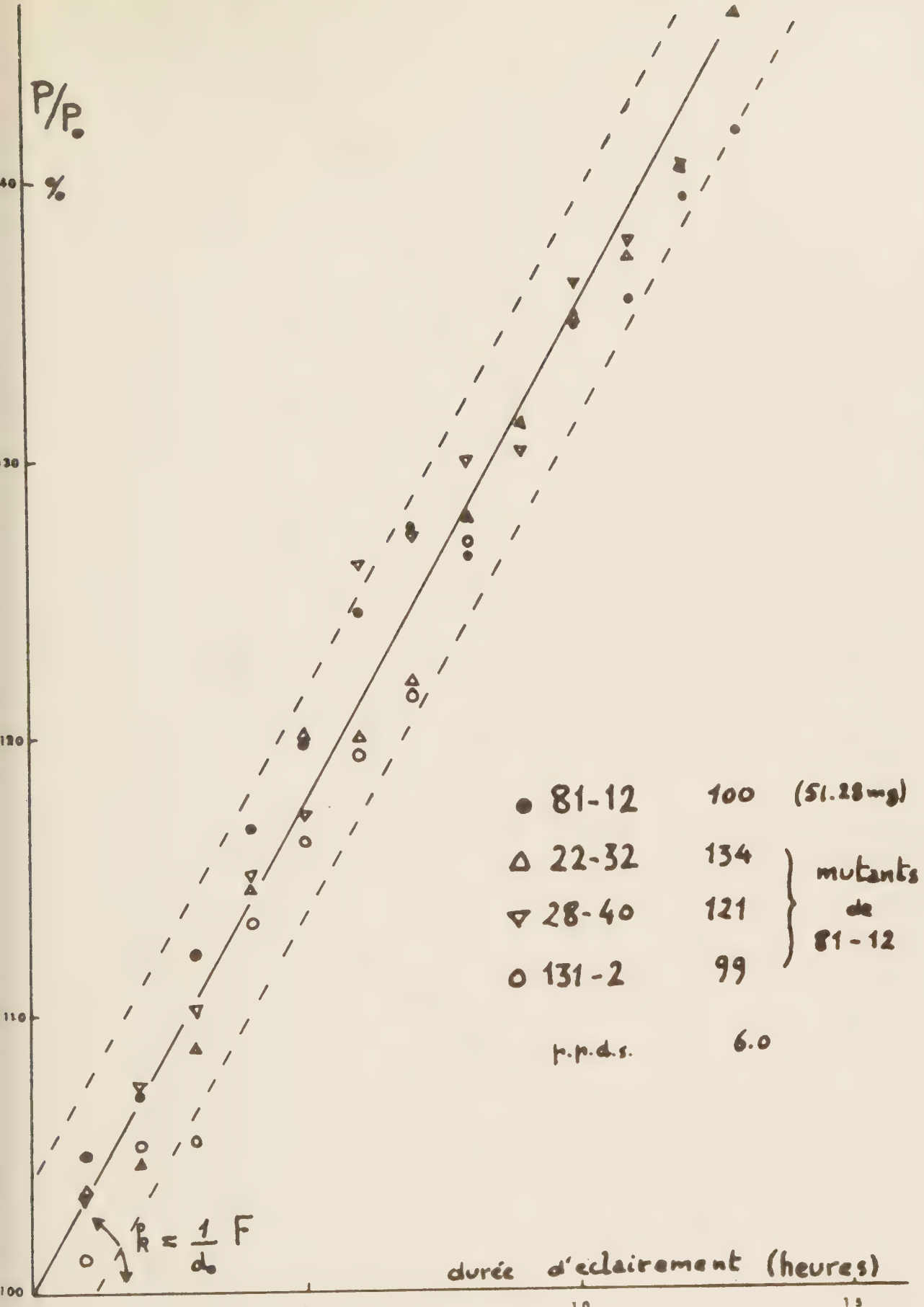
Superposition de plusieurs expériences débutant par un prétraitement de 1.30 h à la lumière incandescente, suivi de $\frac{1}{2}$ heure d'obscurité (suppression de la latence)
Temps 0 = début de la réexposition à la lumière incandescente.

Fig 5 Réponses à la lumière incandescente



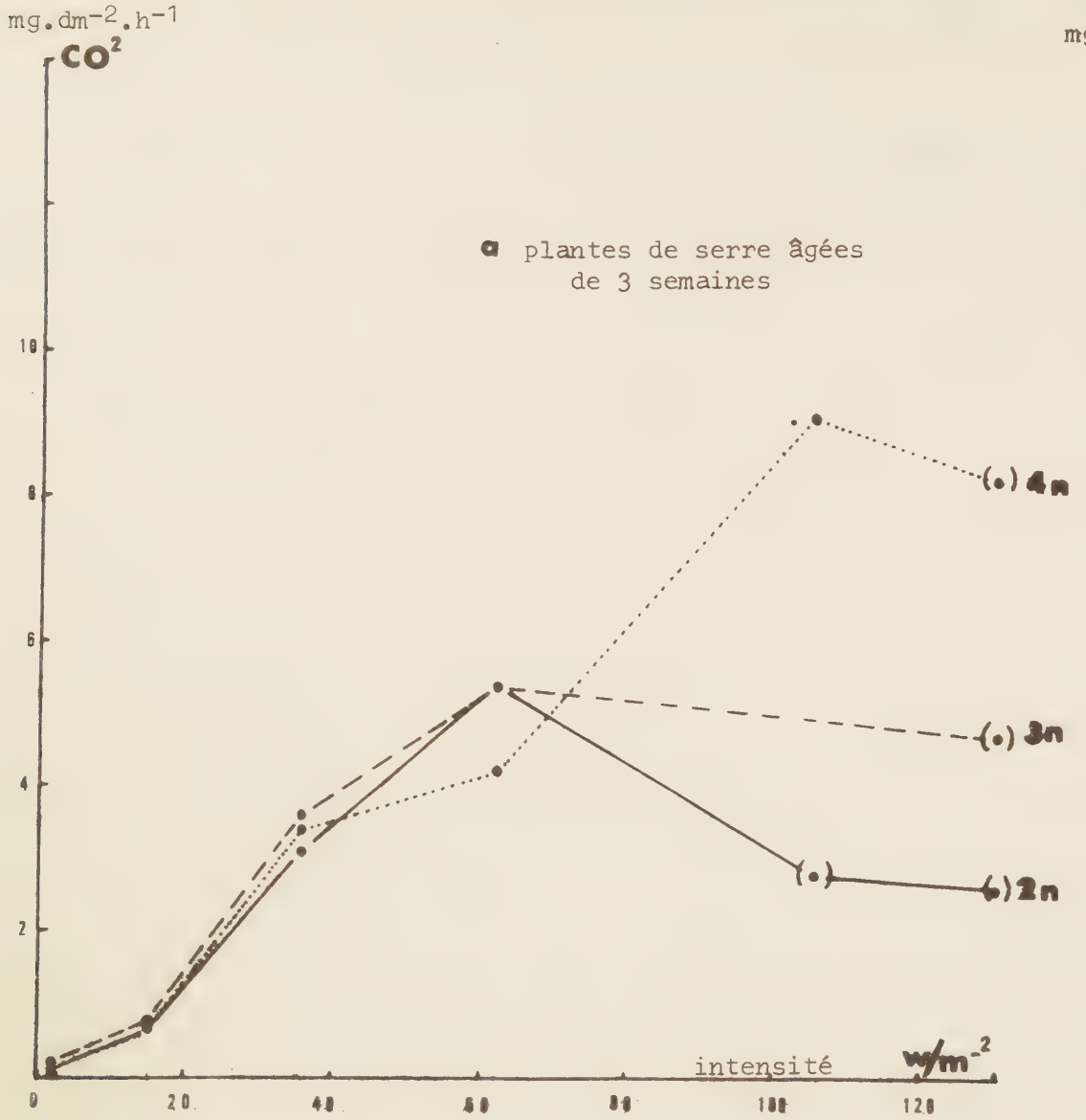
k = taux relatif d'assimilation des segments foliaires (blé - % du poids sec initial des segments)
z = production d'ATP dans des suspensions de chloroplastes (pour M. mg^{-1} chloroplastes $.h^{-1}$) = d'après NOBEL (1970)

Noter l'analogie des courbes - La courbe z (ATP) caractérise la vitesse des flux d'électrons dans les chloroplastes.

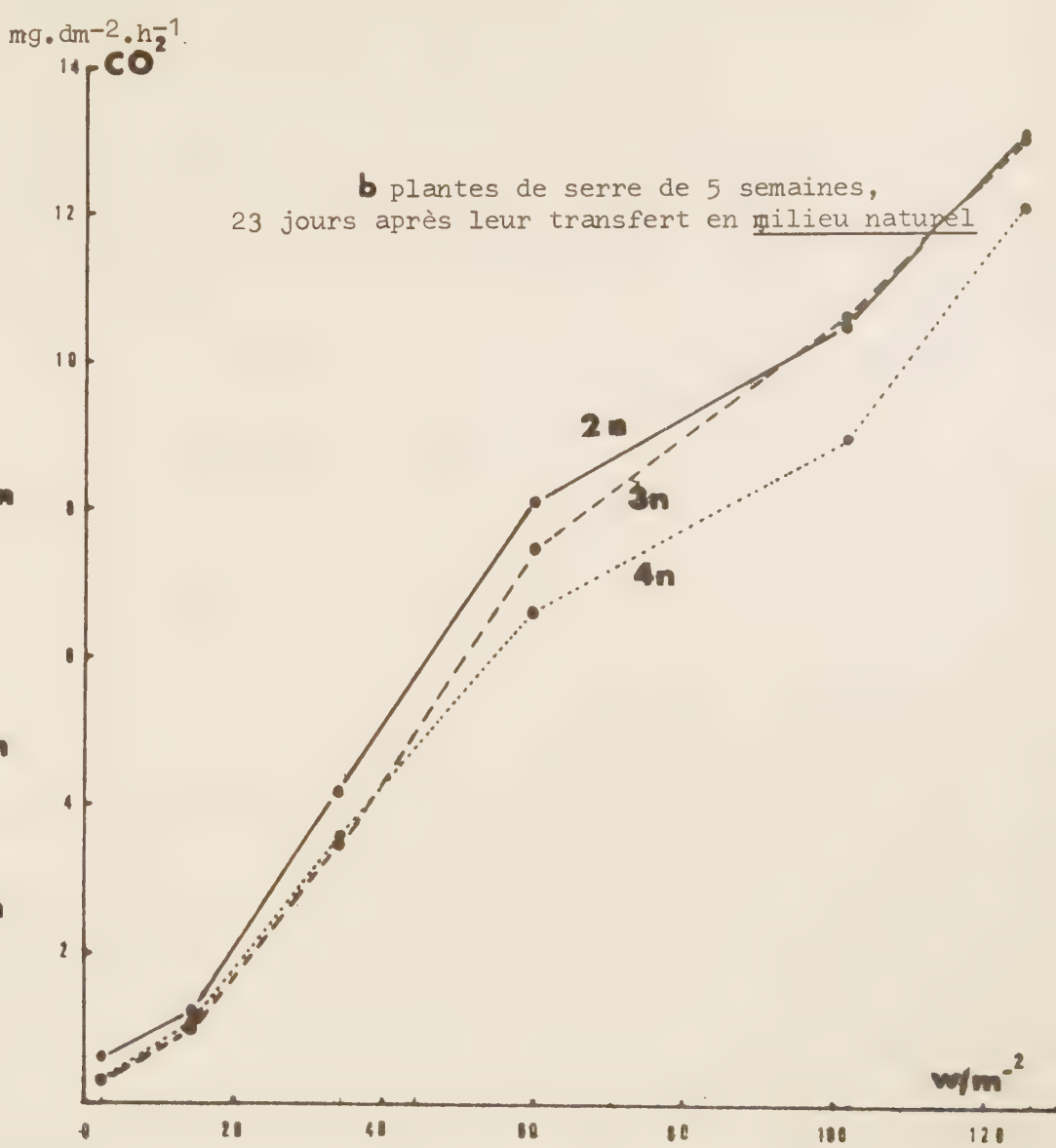


- pour 81-12, les résultats sont ceux de la fig. 4 ; les mutants sont inclus dans les mêmes expériences
- le taux relatif d'assimilation $1/P_o \, dP/dr = 1/d_o \, F$ est <u>le même</u>, malgré la variation importante de d_o

Fig. 7 : TAUX D'ASSIMILATION DE DISQUES FOLIAIRES - MATERIEL 1 -



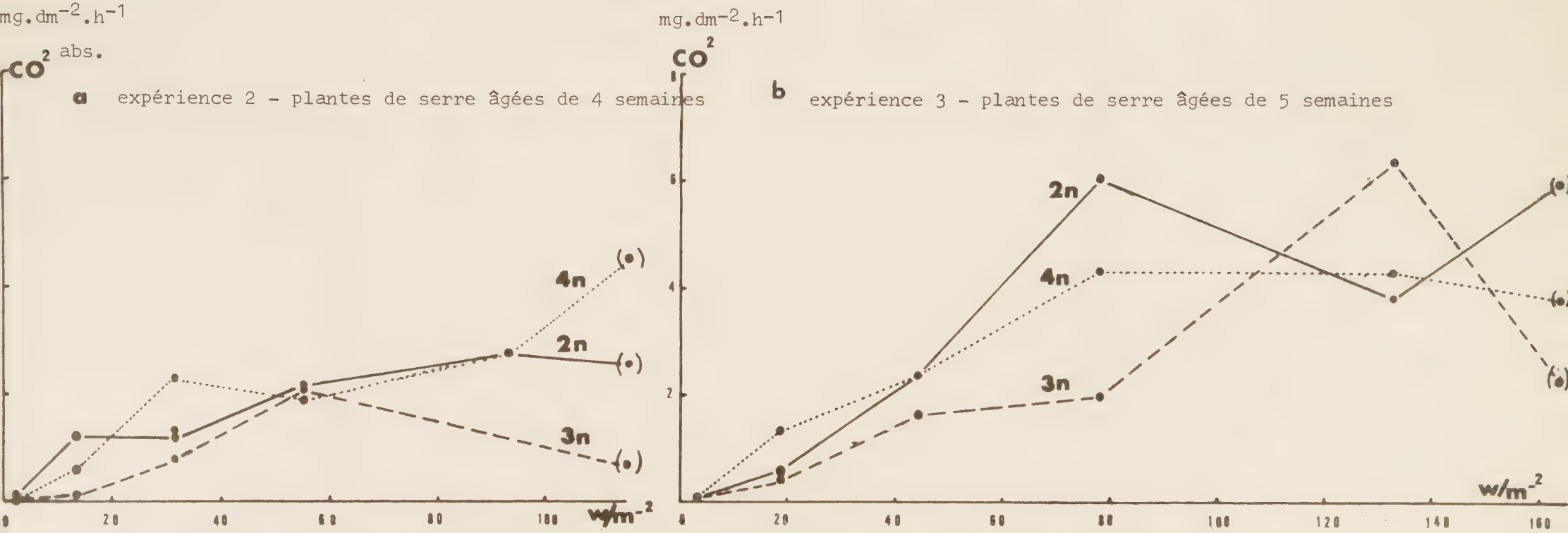
Noter le fléchissement aux fortes intensités, surtout pour le 2n (faible pour le 4n)



Une réactivité normale est rétablie par la période d'adaptation (cf. fig. 8b)

(Les résultats entre parenthèses sont exclus de l'analyse, pour l'estimation des pentes α)

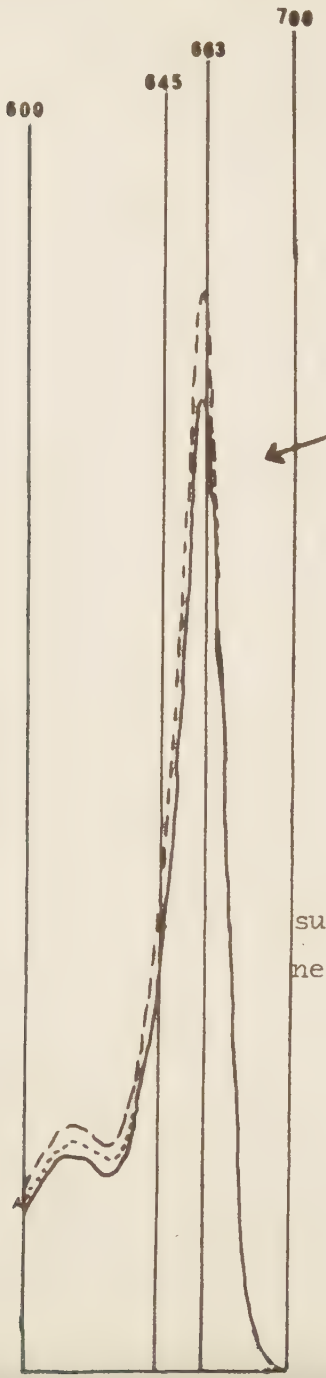
Fig-8 TAUX D'ASSIMILATION DE DISQUES FOLIAIRES - MATERIEL 1 -



La déficience aux fortes intensités observées chez les plantules de 3 semaines (fig. 7a) s'est étendue aux faibles intensités (résultats entre parenthèses exclus de l'analyse, pour l'estimation des pentes α)

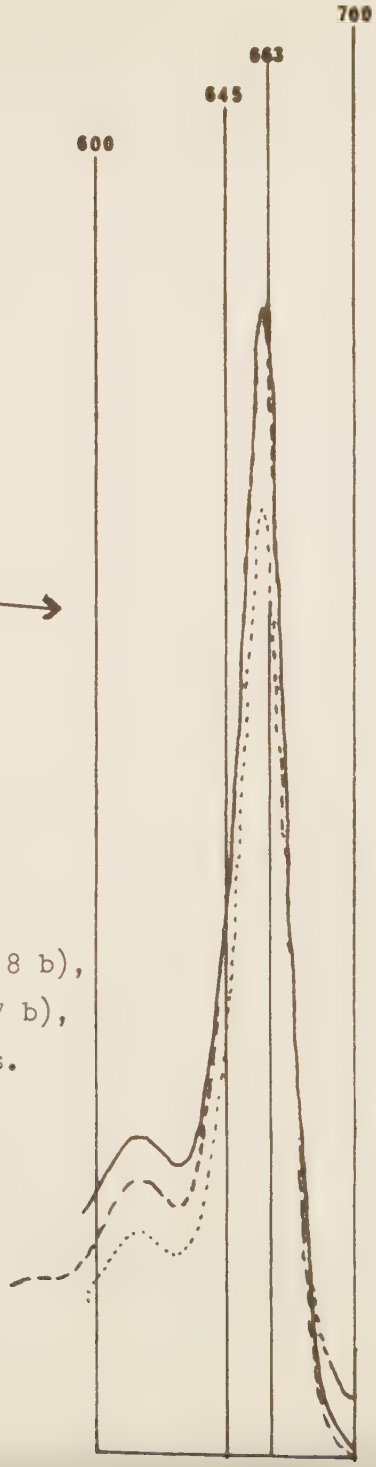
SPECTRES D'ABSORBTION D'EXTRAITS CHLOROPHYLLIENS (Cf. tableau 8)

Fig 9



—— 2n
····· 3n
– – – 4n

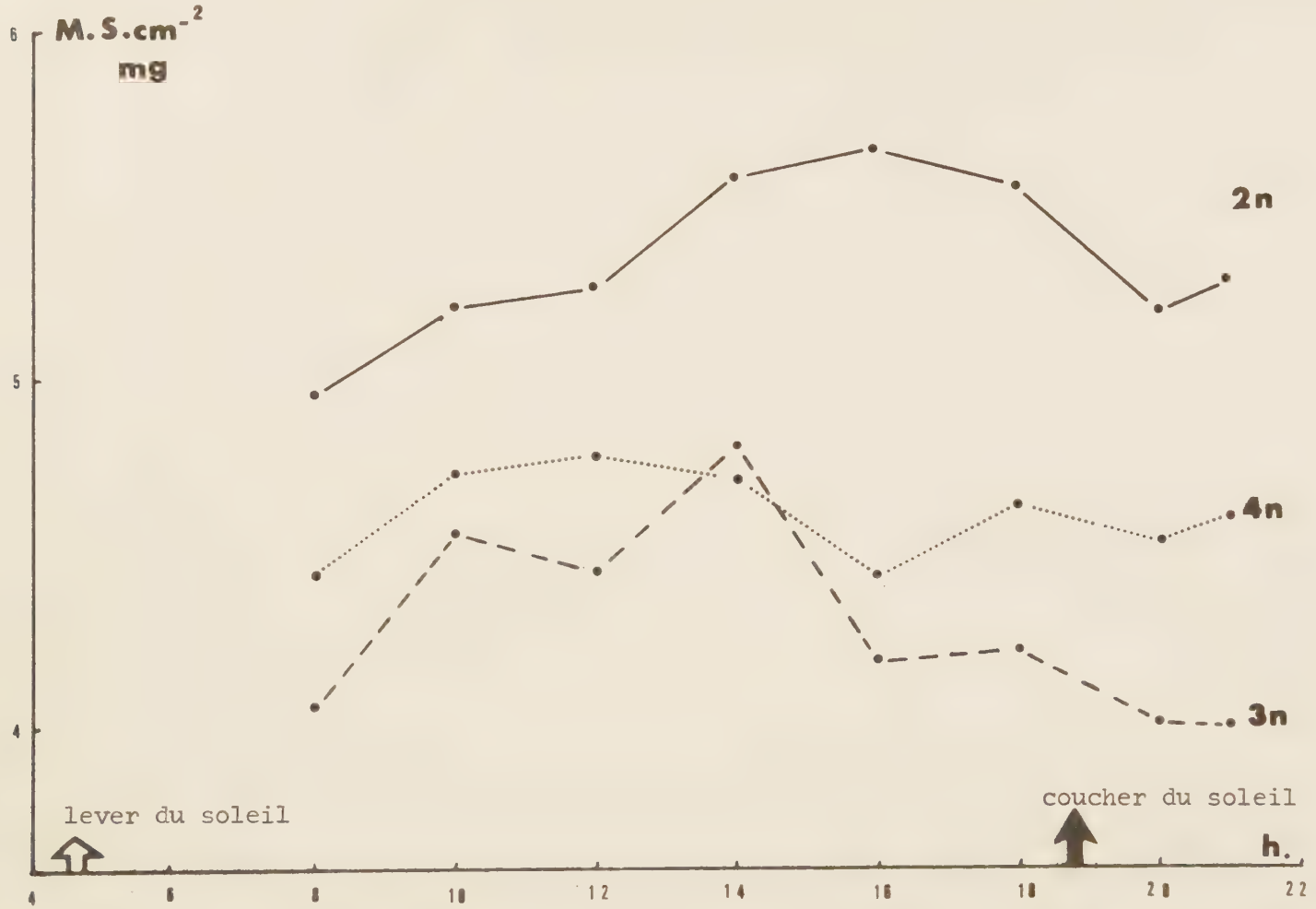
plantes de serre
23 jours après la
transplantation en champ



La déficience des plantes de serre (fig. 8 b), supprimée par la période d'adaptation (fig. 7 b), ne concerne pas l'équipement en chlorophylles.

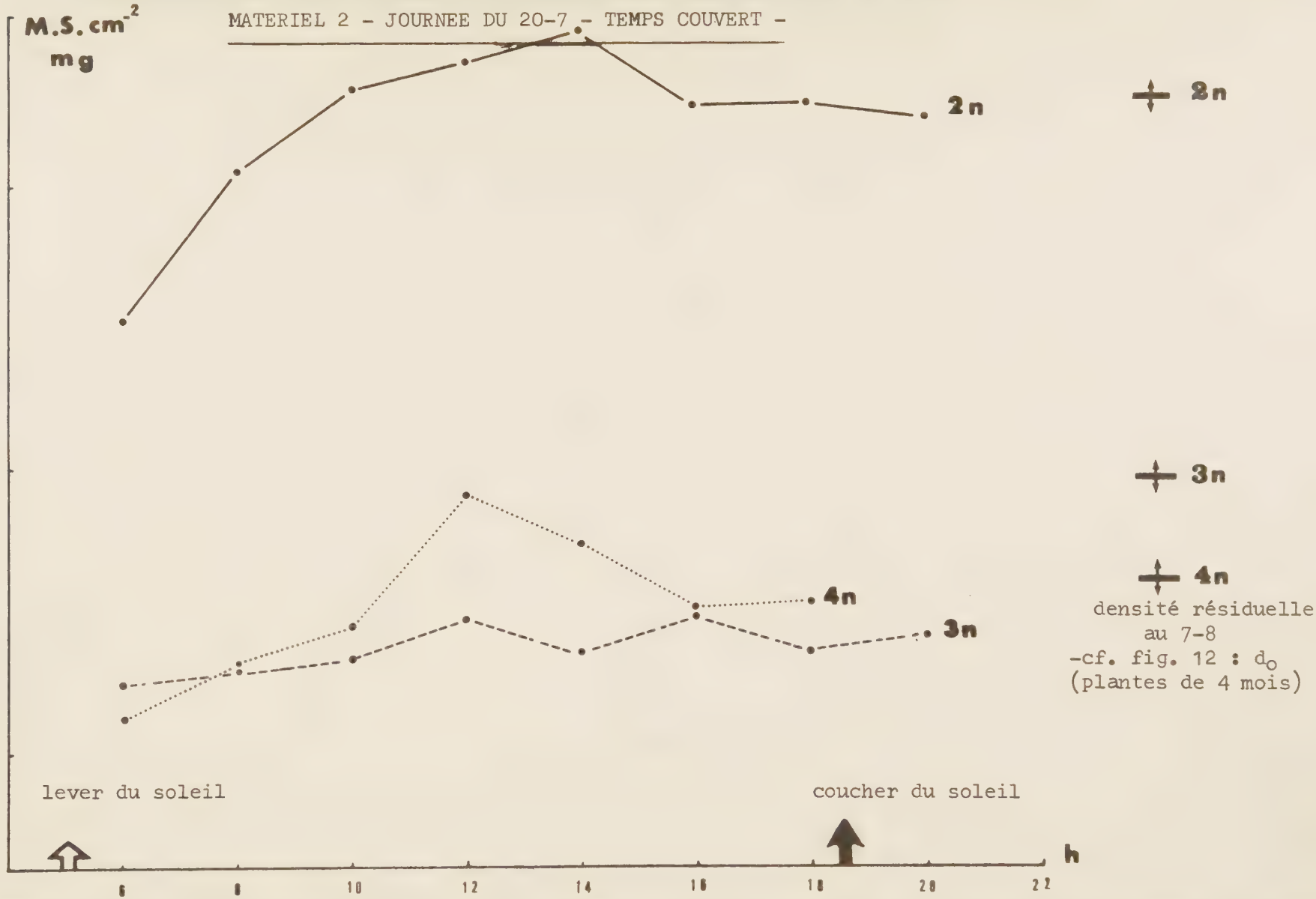
Fig 10 EVOLUTION DE LA DENSITE DES FEUILLES ACTIVES PENDANT LA JOURNEE, EN CHAMP

MATERIEL 2 - JOURNEE DU 22-6 - TEMPS ENSOLEILLE (PLANTES DE 2,5 MOIS)



Noter la coexistence d'une variation imputable aux réserves d'amidon, et d'un alourdissement plus stable qui semble accompagner le déclin du stock d'amidon (après-midi) : la densité résiduelle (après le coucher du soleil) augmente par rapport au cycle précédent.

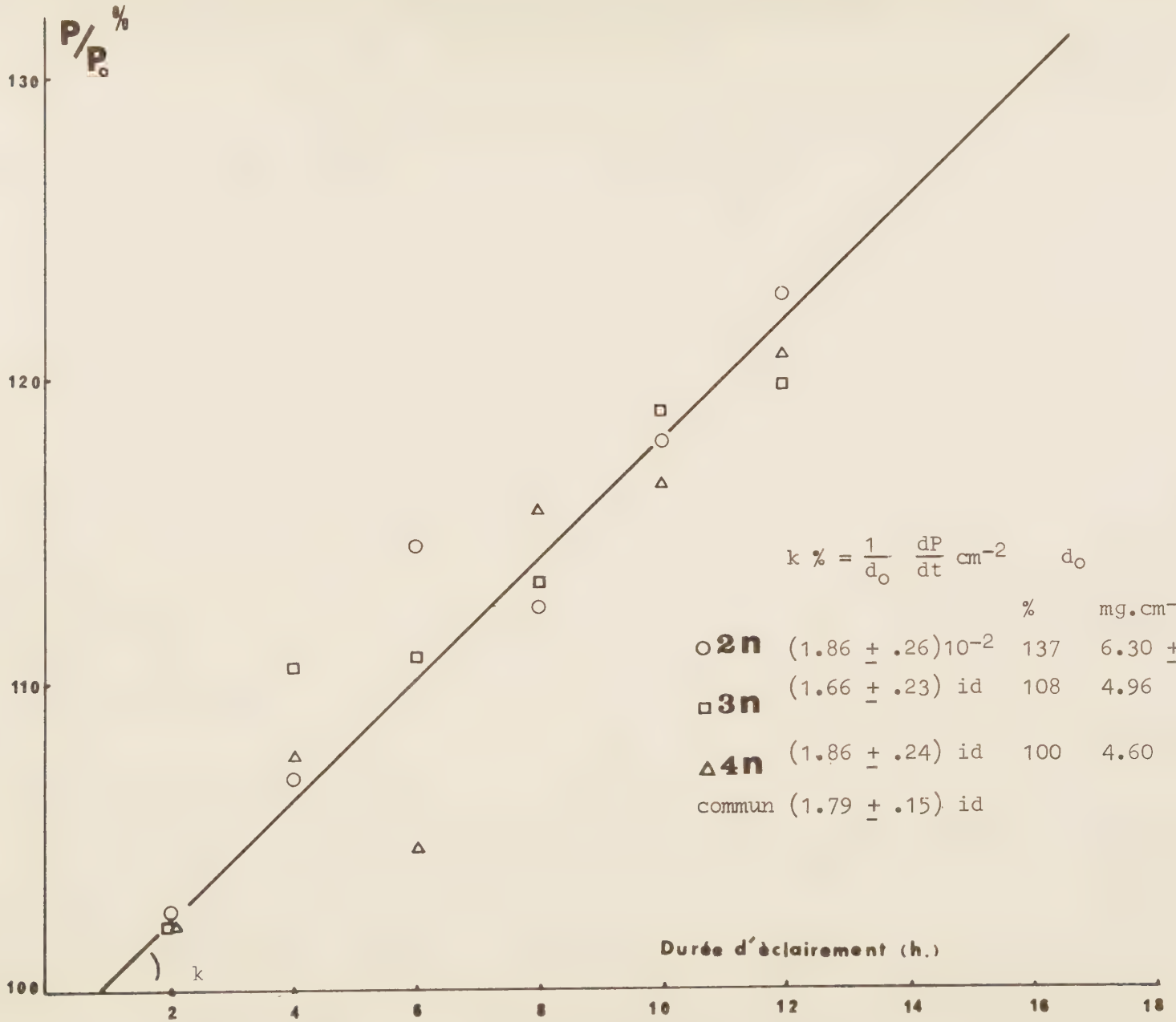
Fig 11 EVOLUTION DE LA DENSITE DES FEUILLES ACTIVES PENDANT LA JOURNEE, EN CHAMP



L'alourdissement stable est continu pour le 3n, mais la formation matinale de réserves d'amidon a pratiquement disparu. La densité moyenne des feuilles actives a augmenté par rapport aux observations du 22-6 (fig. 10), et s'est ajustée au même niveau pour le 3n et le 4n. Cette densité moyenne (cf. valeurs résiduelles après le coucher du soleil, ou au 7-8) est stabilisée pour le 2n et le 4n, mais continue à progresser avec l'âge de la plante pour le 3n.

Fig 12

TEST GRAVIMETRIQUE SUR DISQUES FOLIAIRES - MATERIEL 2 - PLANTES DE CHAMP -



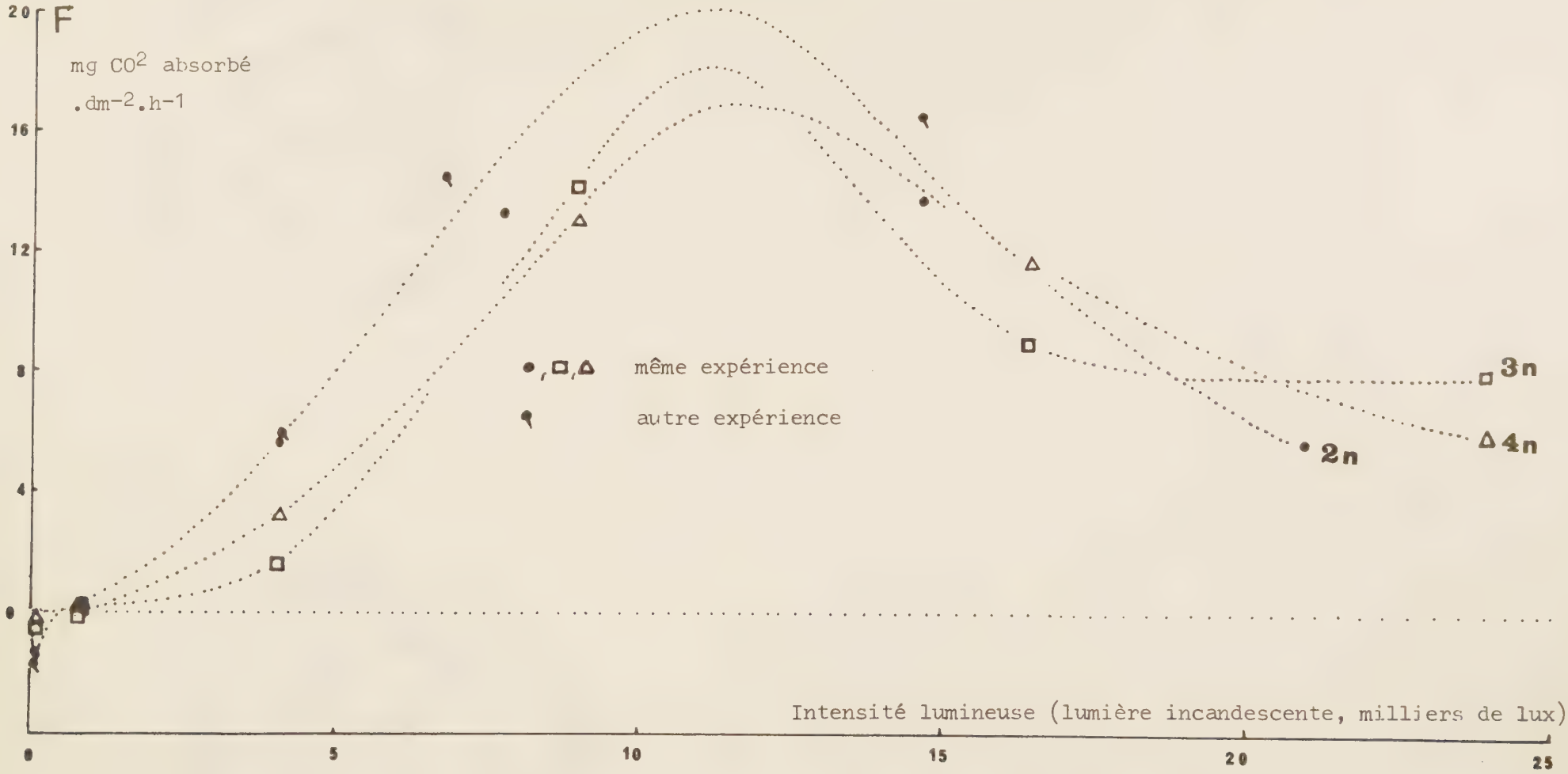
$k\ \% = \frac{1}{d_o} \frac{dP}{dt}\ cm^{-2}$ d_o

		%	$mg.cm^{-2}$
○ 2n	$(1.86 \pm .26)10^{-2}$	137	$6.30 \pm .06$
□ 3n	$(1.66 \pm .23)$ id	108	4.96 id
△ 4n	$(1.86 \pm .24)$ id	100	4.60 id
commun	$(1.79 \pm .15)$ id		

k étant le même, le taux d'assimilation $F = \frac{dP}{dt}\ .cm^{-2}$ ne dépend que de d_o

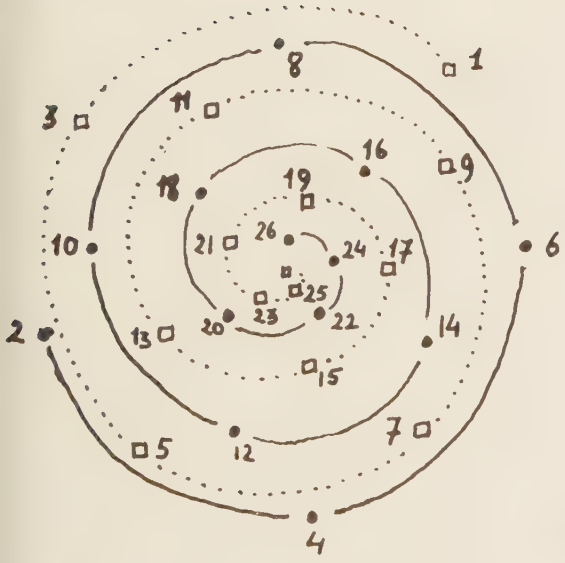
Fig 13 TAUX D'ASSIMILATION DE DISQUES FOLIAIRES (MESURES Ph. CHARTIER, VERSAILLES)

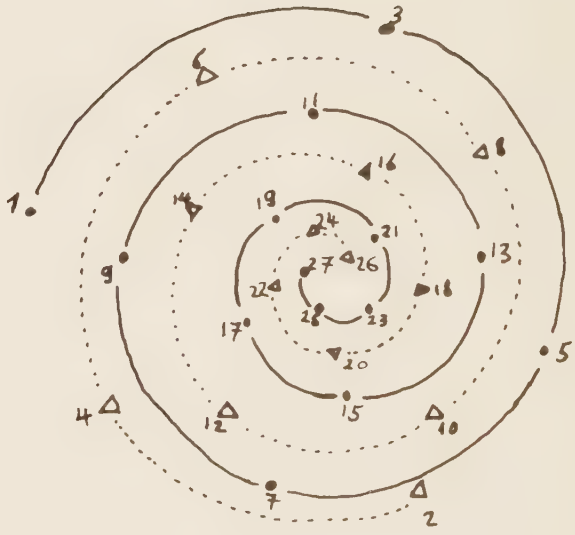
- matériel 2 - plantes de serre -



Noter la déficience aux fortes intensités

Fig 14 PHYLLOTAXIE (EMPREINTES DE COLLETS, PLANTES DE CHAMP)





Spiralisation à gauche

Spiralisation à droite

Les feuilles d'ordre pair sont parquées en noir pour faire apparaître l'agencement sur deux spirales (feuilles paires et impaires).

Sur chaque spirale, les axes de deux feuilles successives délimitent un angle de $\pi/2$ avec l'axe de la plantule (à gauche ou à droite suivant les plantes) ; les deux spirales sont décalées de $3\pi/4$.

Fig 15b ELONGATION DES FEUILLES SUR PLANTES DE SERRE, POUR 6 FEUILLES D'UNE MEME PLANTE

- MATERIEL 2 (3n) -

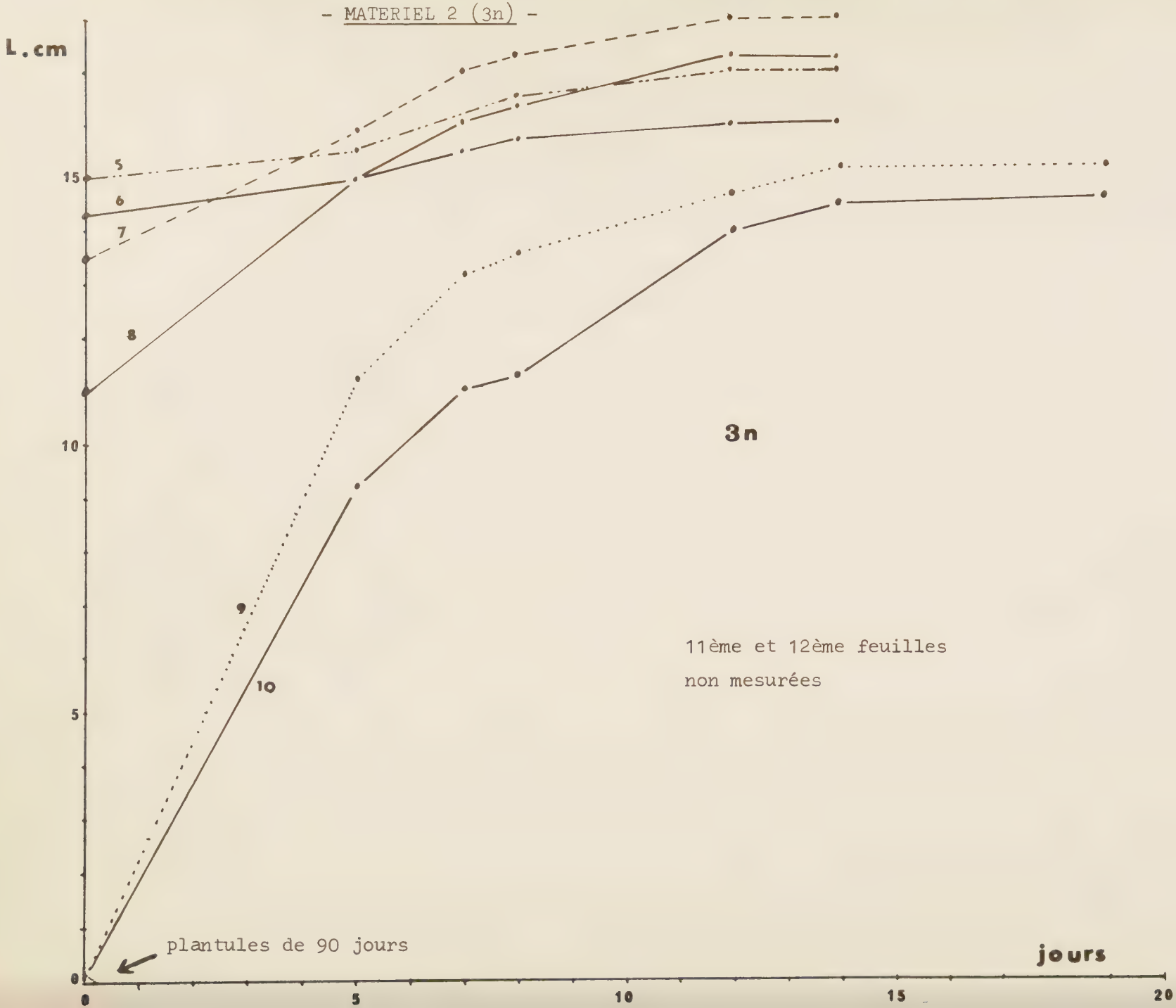
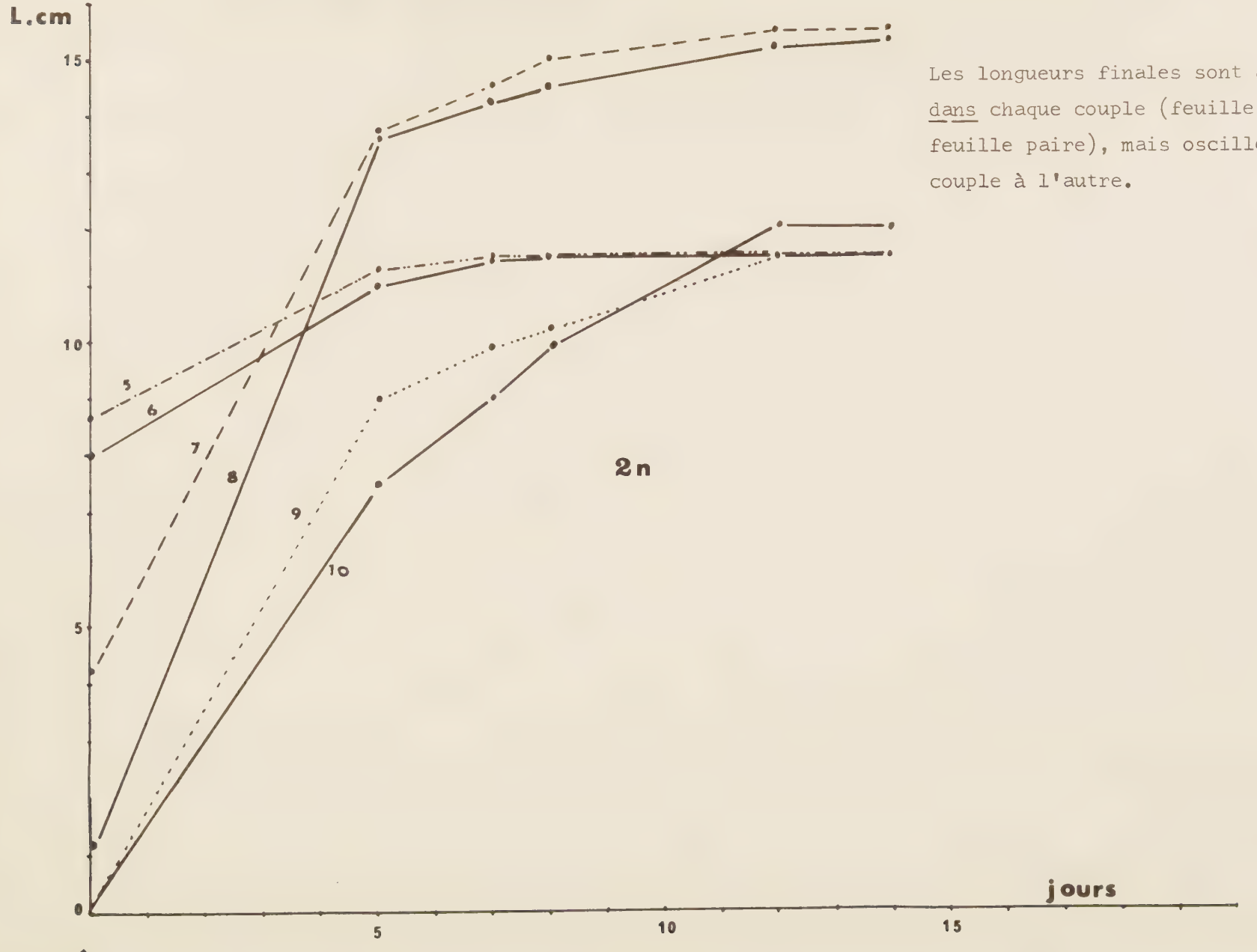
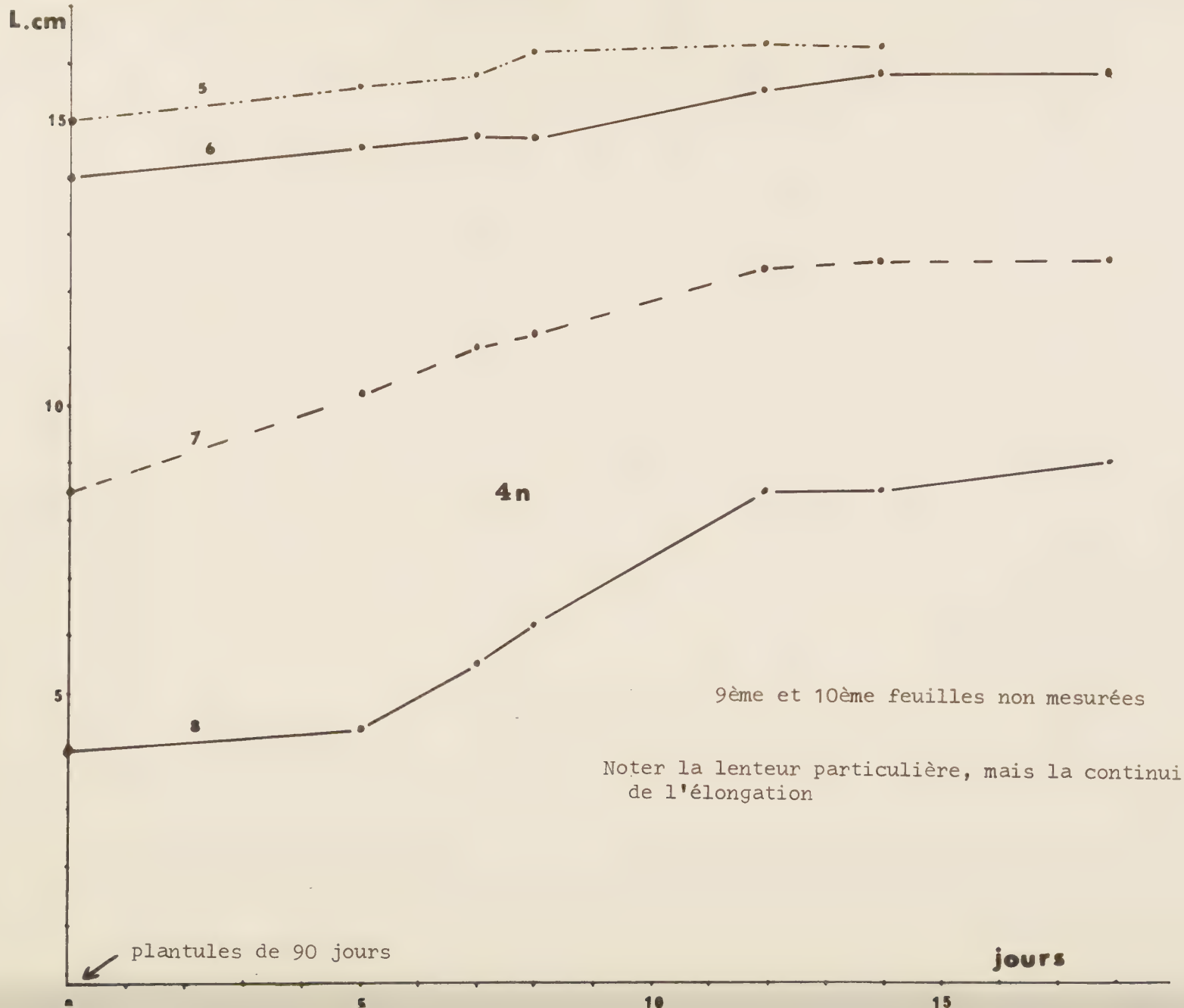


Fig 15a Elongation des feuilles sur plantes de serre, pour 6 feuilles d'une même plante - matériel 2 (2n) -



Les longueurs finales sont analogues dans chaque couple (feuille impaire - feuille paire), mais oscillent d'un couple à l'autre.

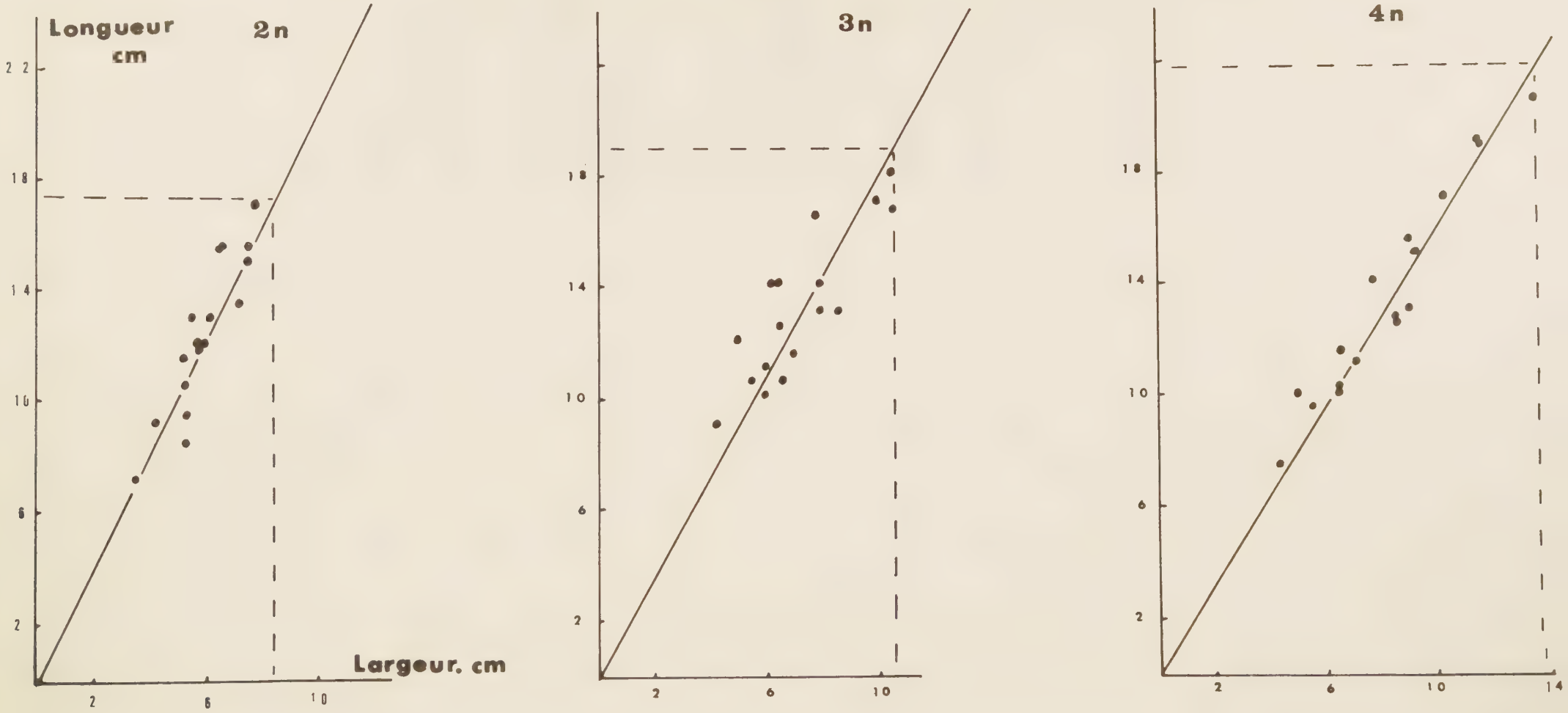
Fig 15$_c$ ELONGATION DES FEUILLES SUR PLANTES DE SERRE, POUR LES 4 FEUILLES D'UNE MEME PLANTE - MATERIEL 2 (4n)



9ème et 10ème feuilles non mesurées

Noter la lenteur particulière, mais la continuité de l'élongation

Fig 16 ALLOMETRIE DE CROISSANCE CHEZ LA 5ème FEUILLE - PLANTES DE SERRE - MATERIEL 2 -



La croissance axiale est optimisée chez le 2n et minimisée chez le 4n (inversement aux dimensions des cellules). La surface moyenne au terme de l'expansion augmente avec le niveau de ploïdie.

Fig. 17 - DONNEES CLIMATIQUES 1972 (moy. décadaires)

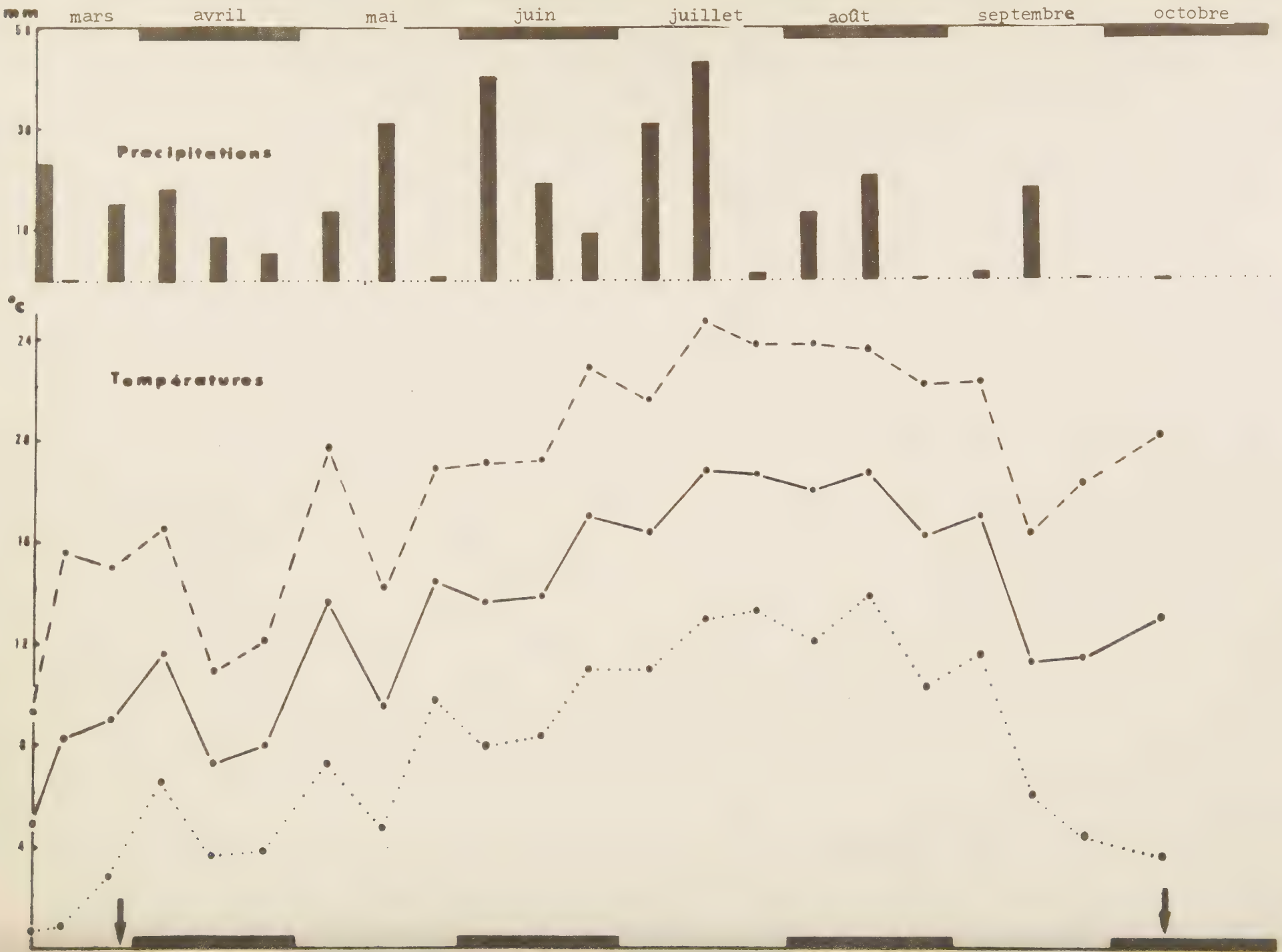
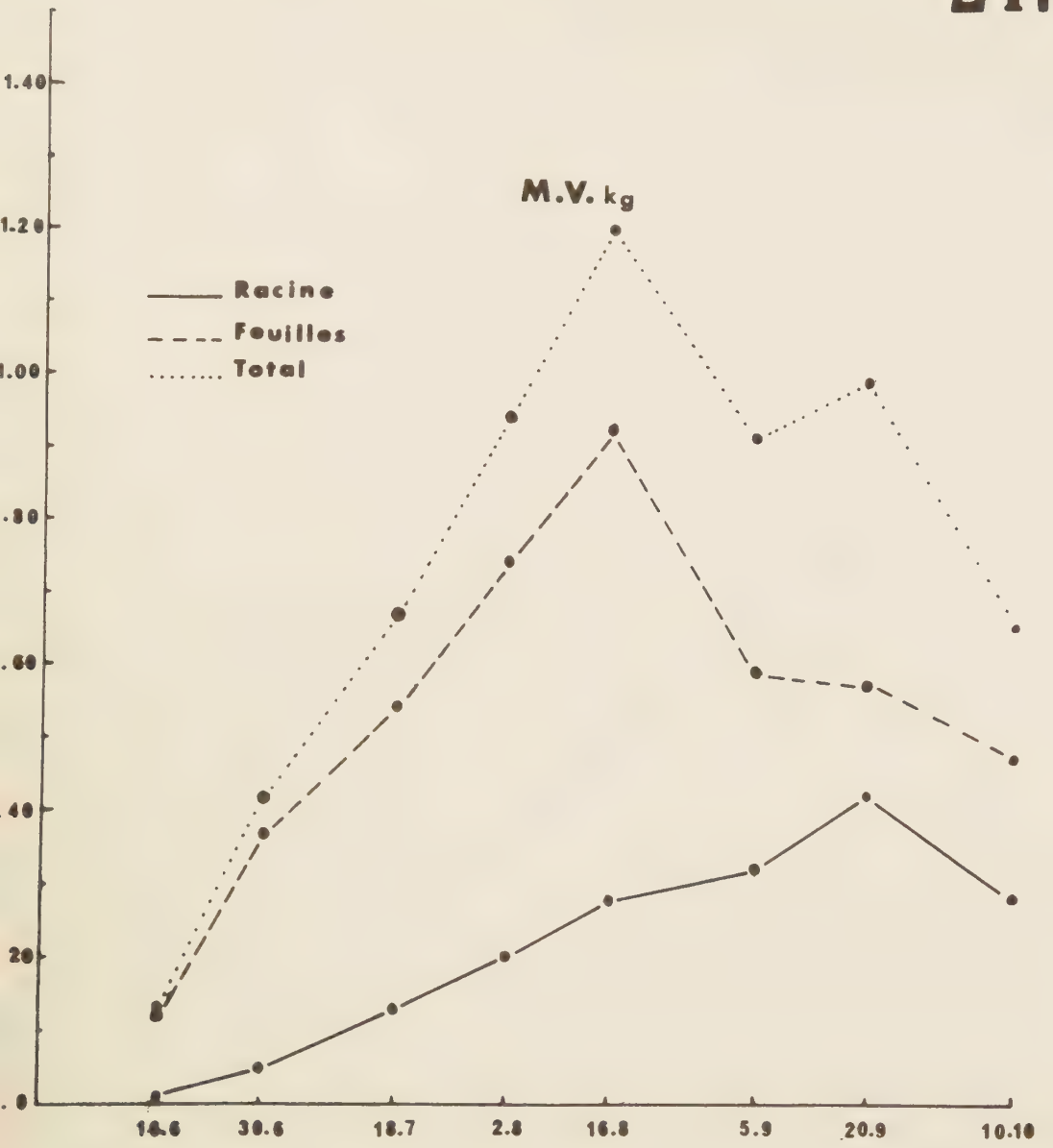
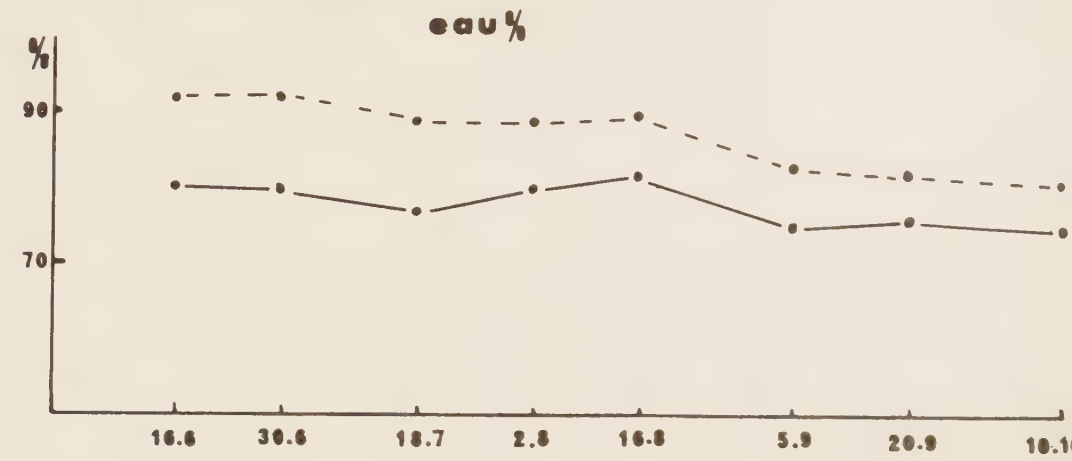
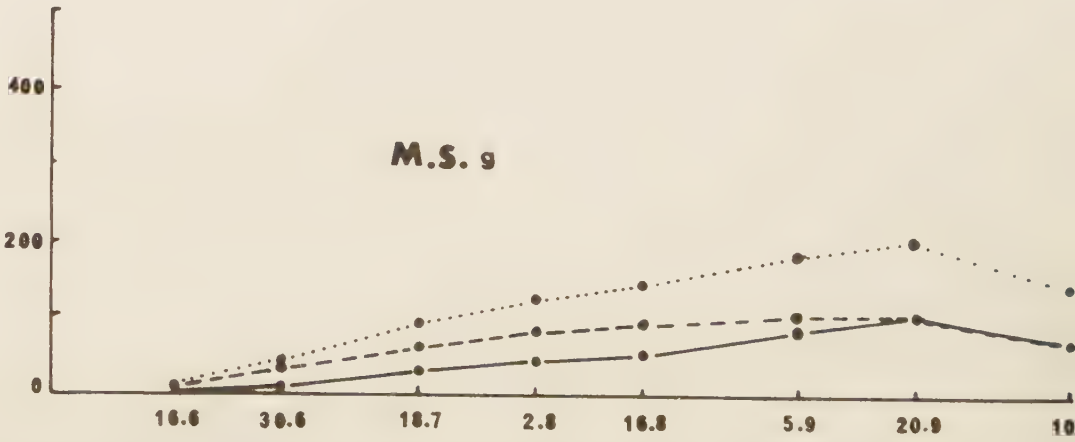


Fig.18 REPARTITION DE L'ASSIMILATION DURANT LA VEGETATION - MATERIEL 3 -

2N (inbred)

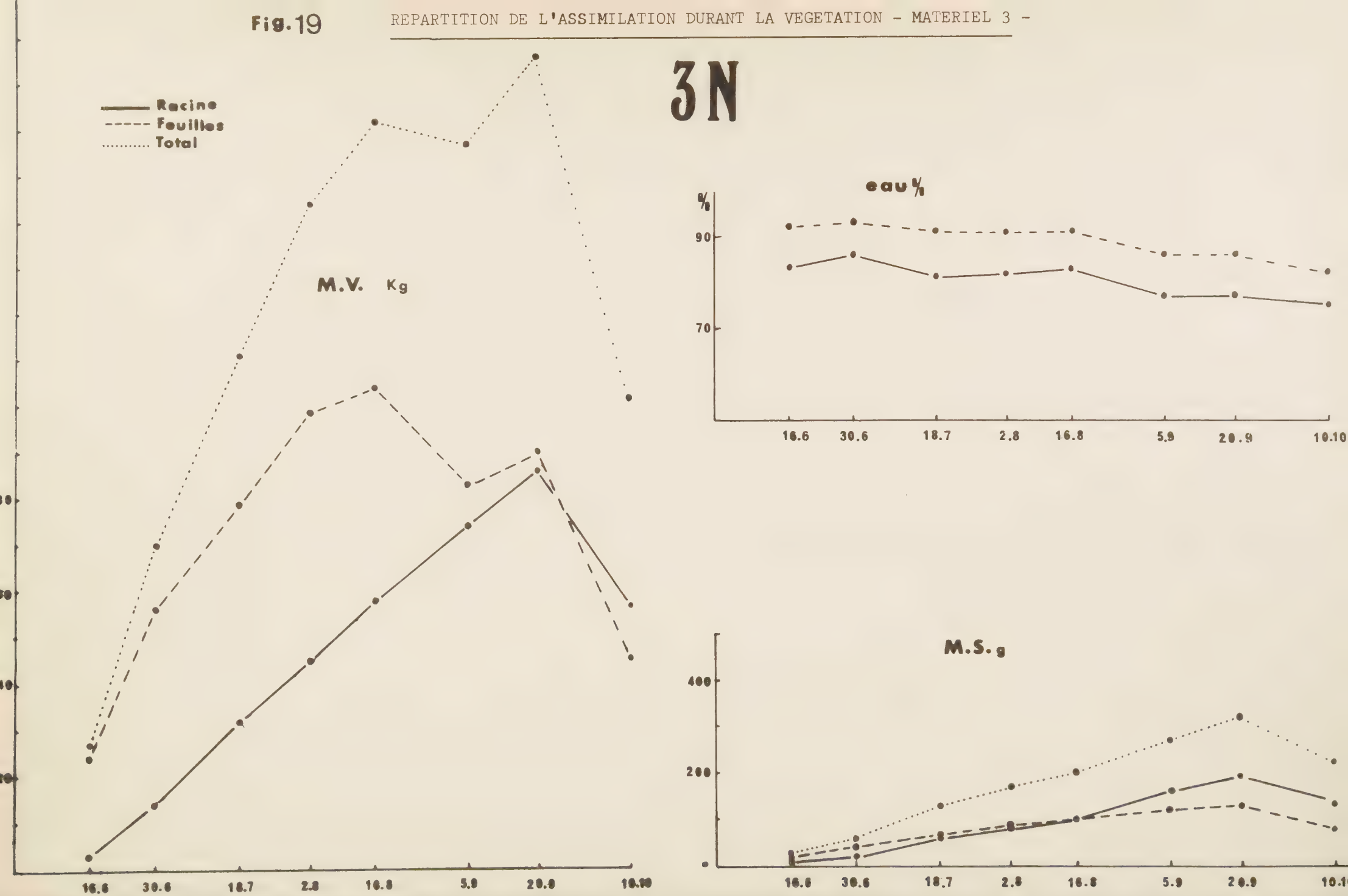






Noter les discontinuités au 16.8 dans l'évolution de la M.V. foliaire et de la MS des racines. Les déclins corrélatifs des teneurs en eau résultent d'une perte d'eau pour les feuilles, et d'une accumulation de MS pour la racine.

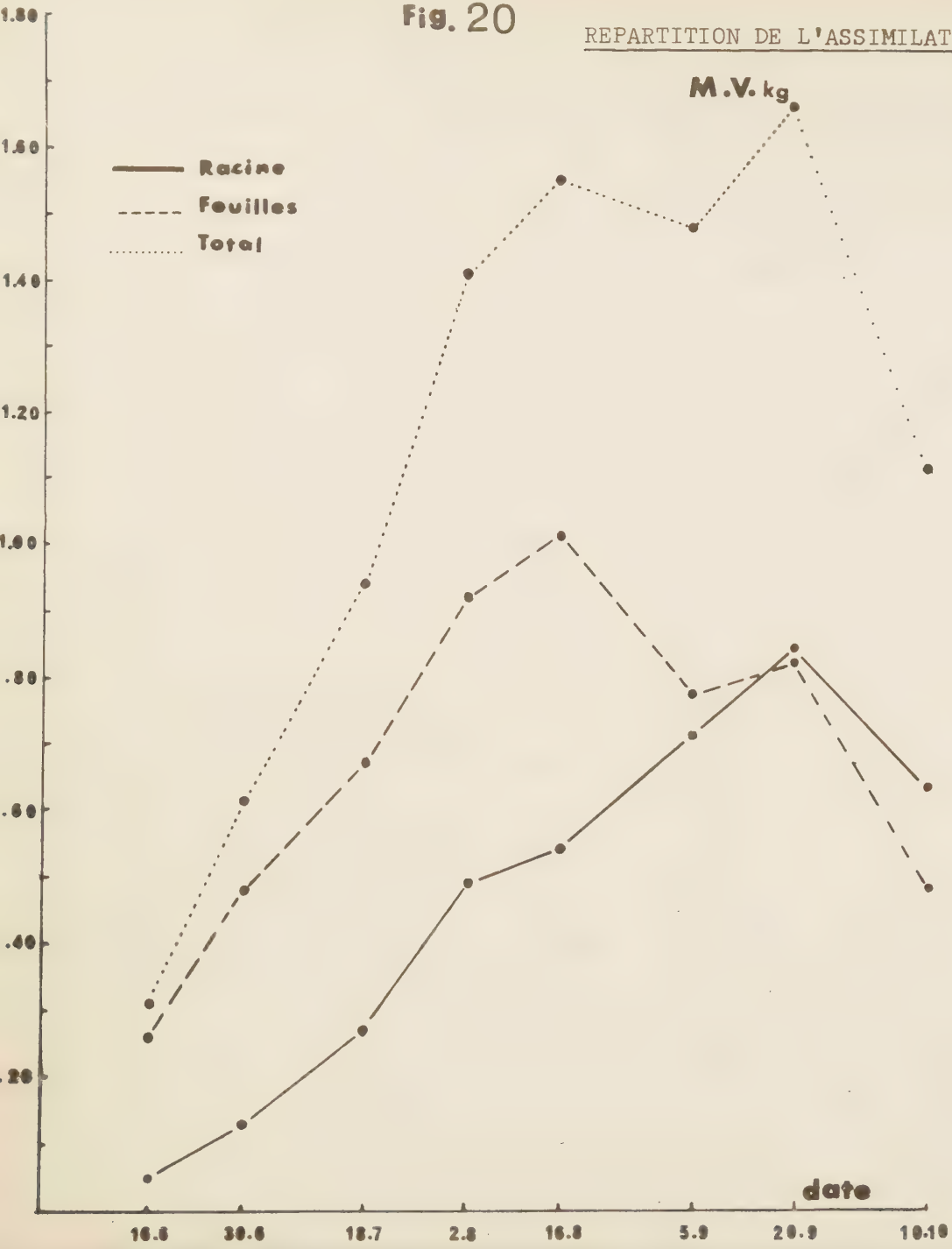
Fig.19 REPARTITION DE L'ASSIMILATION DURANT LA VEGETATION - MATERIEL 3 -

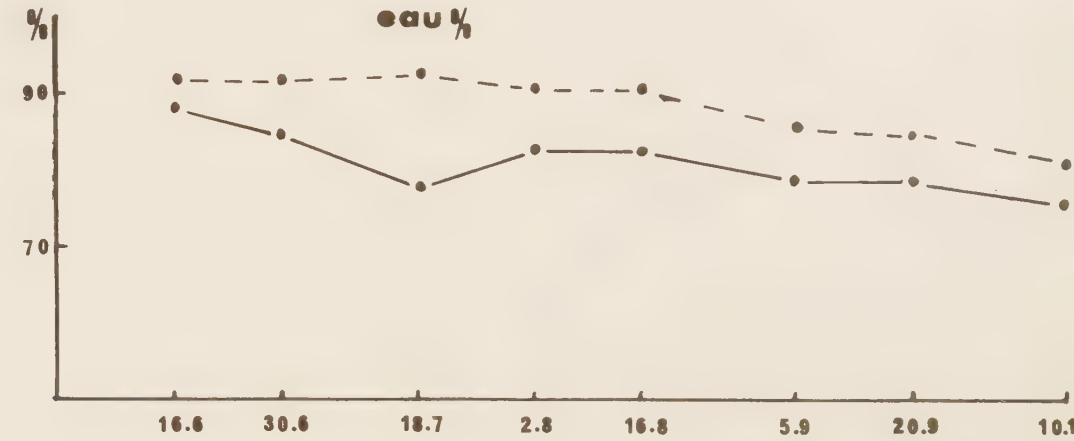


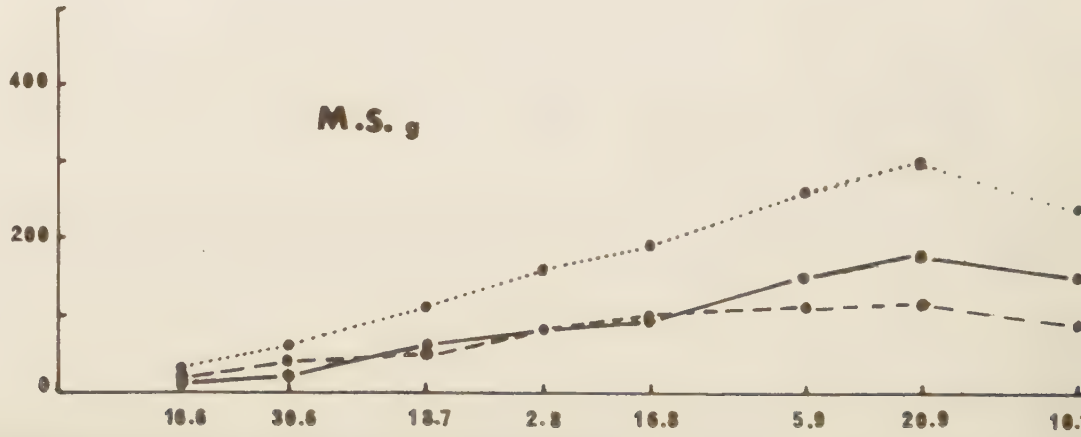
même observation que pour la figure 18

Fig. 20

REPARTITION DE L'ASSIMILATION DURANT LA VEGETATION - MATERIEL 3 -

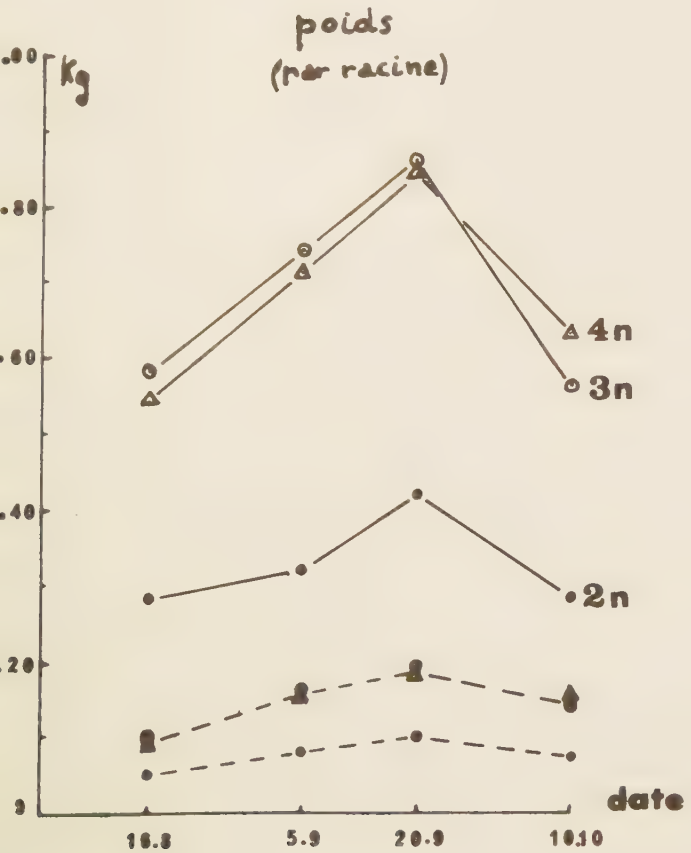


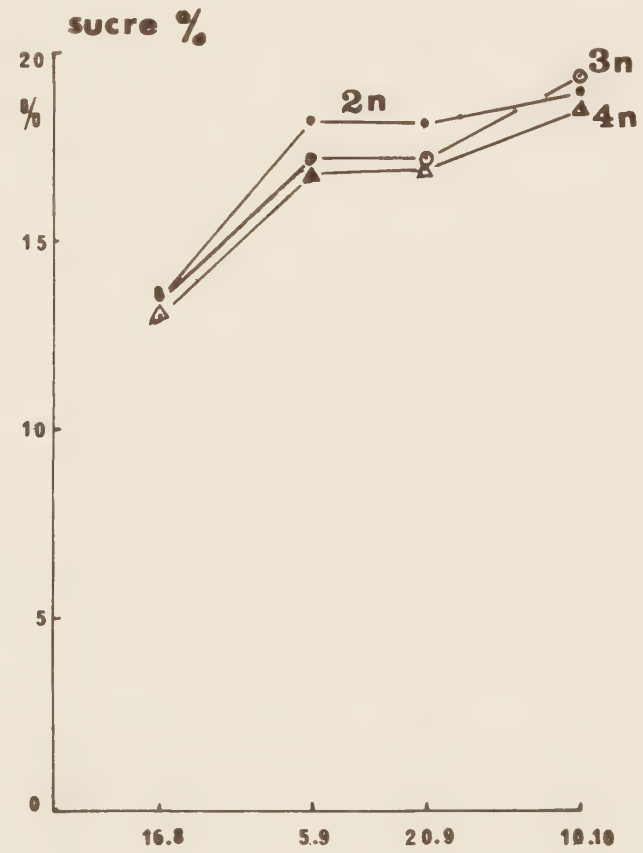


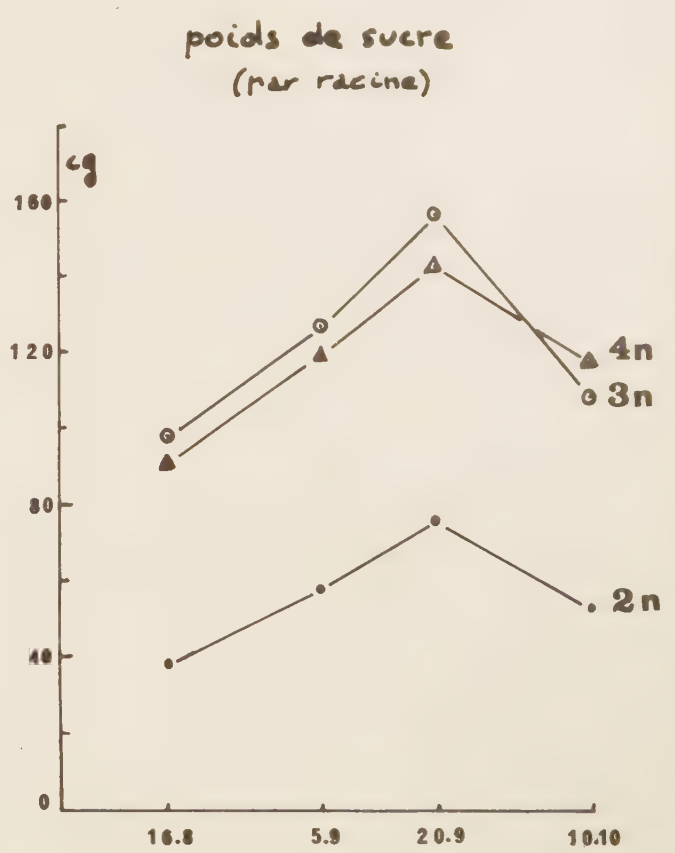


même observation que pour la fig.18

Fig. 21 CROISSANCE DE LA RACINE (2ème étape) - MATERIEL 3 -







Noter la combustion finale (20-9 au 10-10), plus importante pour le 3n, qui dissipe une partie des réserves de sucre de la racine ; le 3n perd la faible supériorité de rendement en sucre existante au 20-9 par rapport au 4n.

Fig.22 POIDS DES DIVERSES FEUILLES D'UNE PLANTE (CHAMP)

- MATERIEL 3 - OBSERVATIONS DU 14-7 -

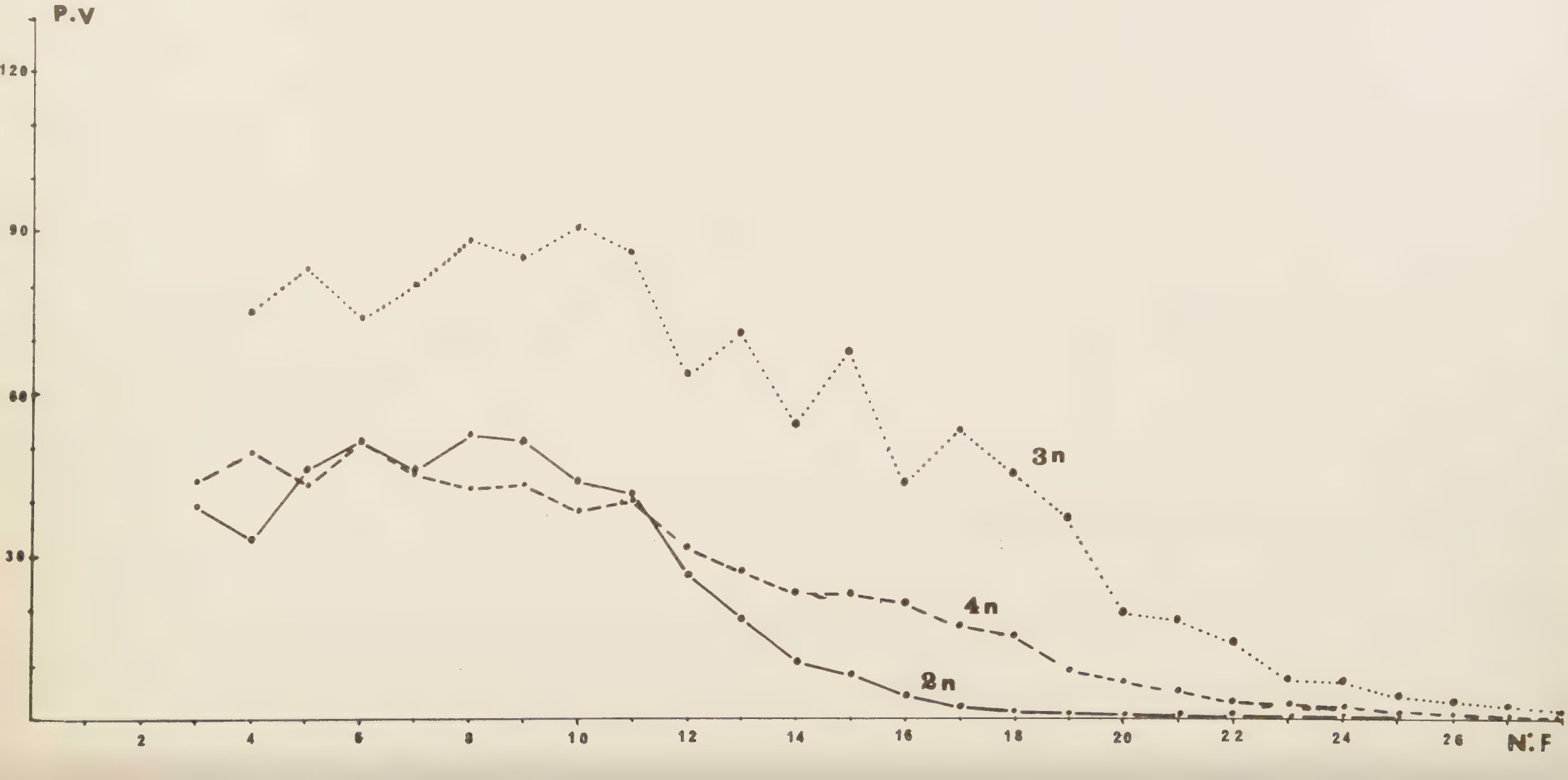
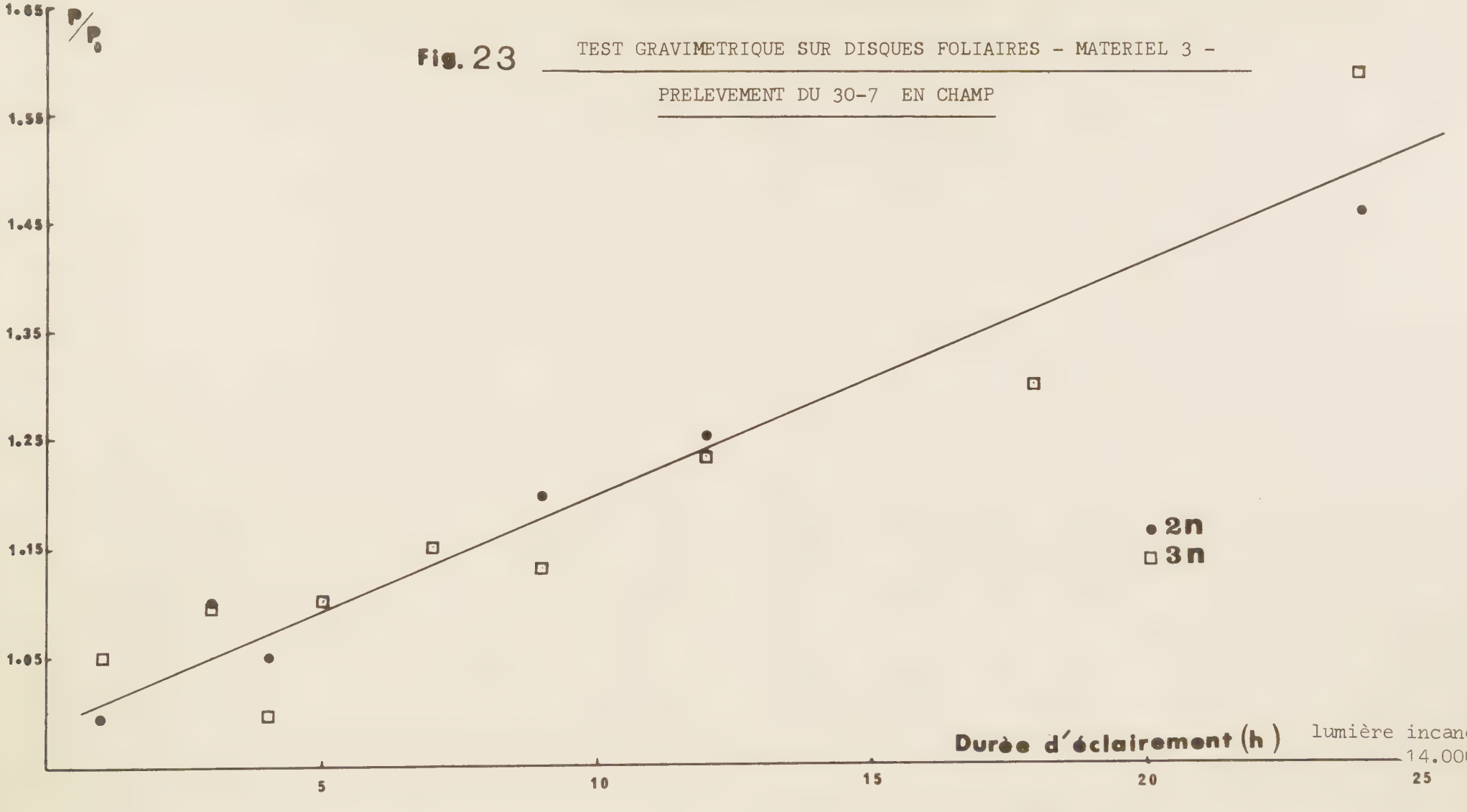


Fig. 23 TEST GRAVIMETRIQUE SUR DISQUES FOLIAIRES - MATERIEL 3 -

PRELEVEMENT DU 30-7 EN CHAMP



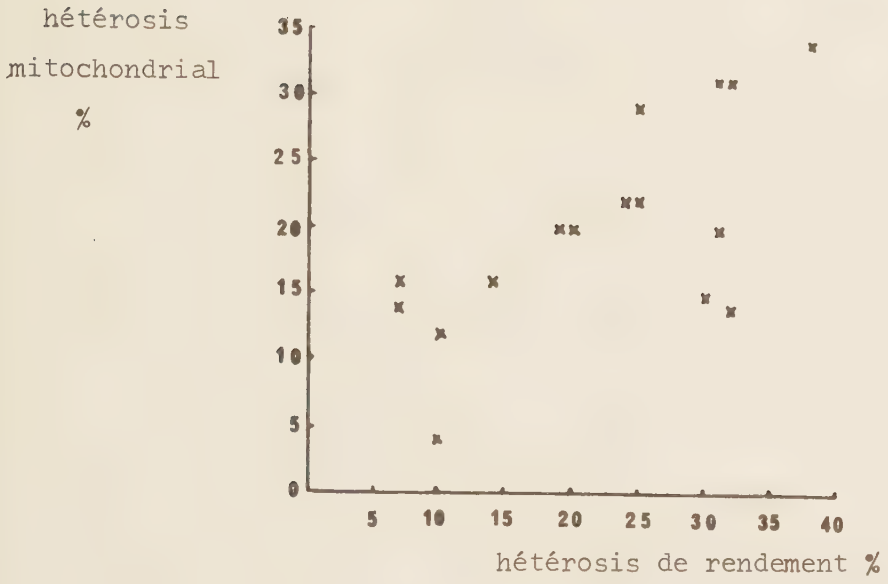
lumière incandescente
14.000 lux

Comme dans le test de la fig. 12, le taux d'assimilation $F = \frac{dP}{dt}$ .cm^{-2} s'ajuste au poids initial par cm^2 (densité résiduelle d_o) : la pente $k = \frac{1}{d_o}$ F est commune aux disques du 2n et du 3n.

En ce cas, toutefois, les valeurs de d_o (MS initiale /cm^2) sont analogues - respectivement de 7.09 et 6.85 mg.cm^{-2}

Fig. 24

CORRELATION ENTRE ACTIVITE MITOCHONDRIALE ET HETEROSIS CHEZ L'ORGE (d'après Mac Daniel, 1972)



échelles (%) : $\frac{\text{performance de l'hybride - performance meilleur parent}}{\text{performance meilleur parent}}$

Résultats : ordonnées rapport $\frac{ADP}{O}$ chez des préparations de mitochondries, en présence d'α cétoglutarate et de phosphate, après addition d'une quantité connue d'ADP (quantité d'oxygène utilisée pour la conversion ADP $\longrightarrow$ ATP, couplée au flux d'électrons dans les mitochondries).

abscisses rendements moyens en champ (essais comparatifs)

FIGURE 25 : MODELE DU PHYTOCHROME

d'après VINCENT (1972)

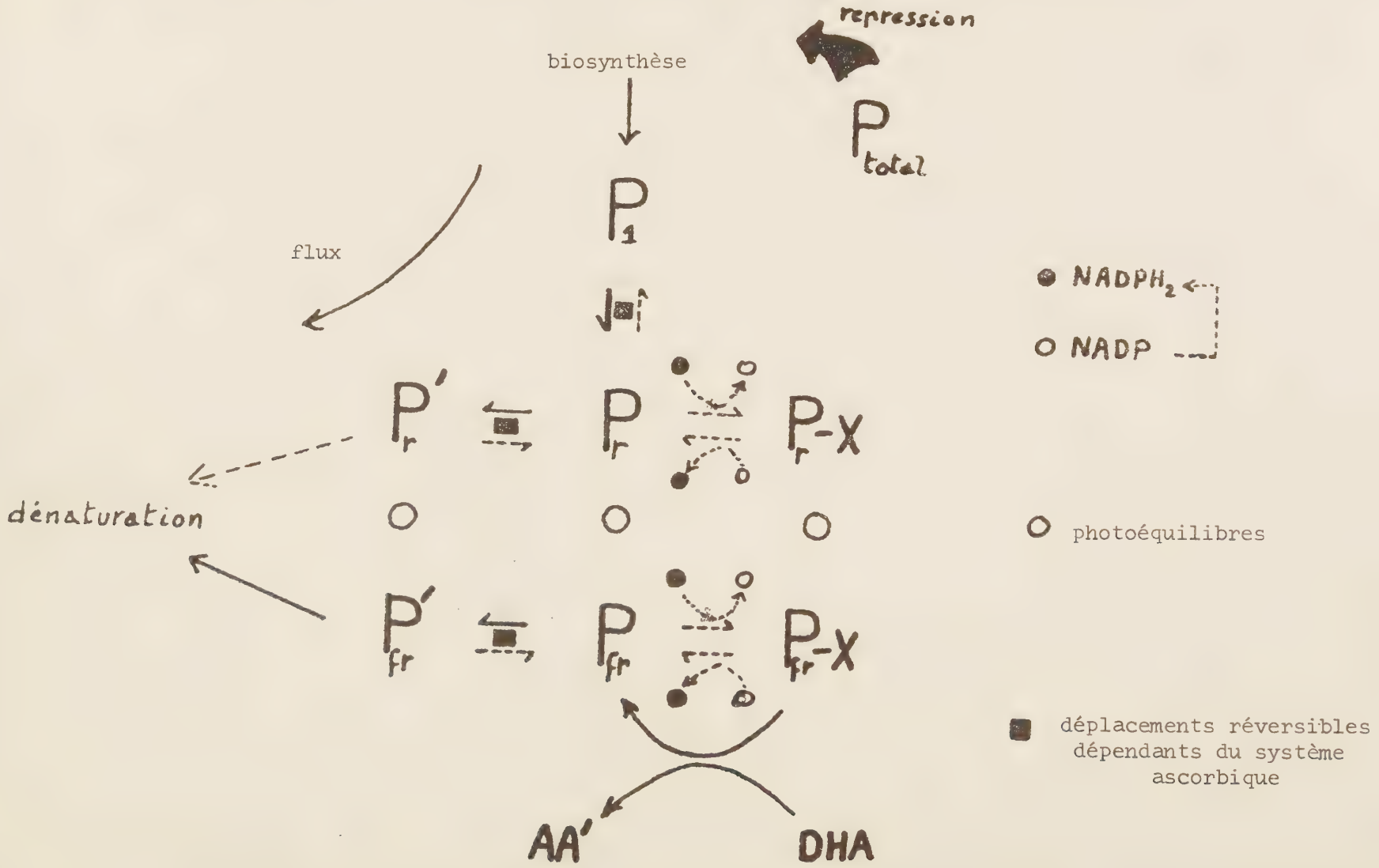
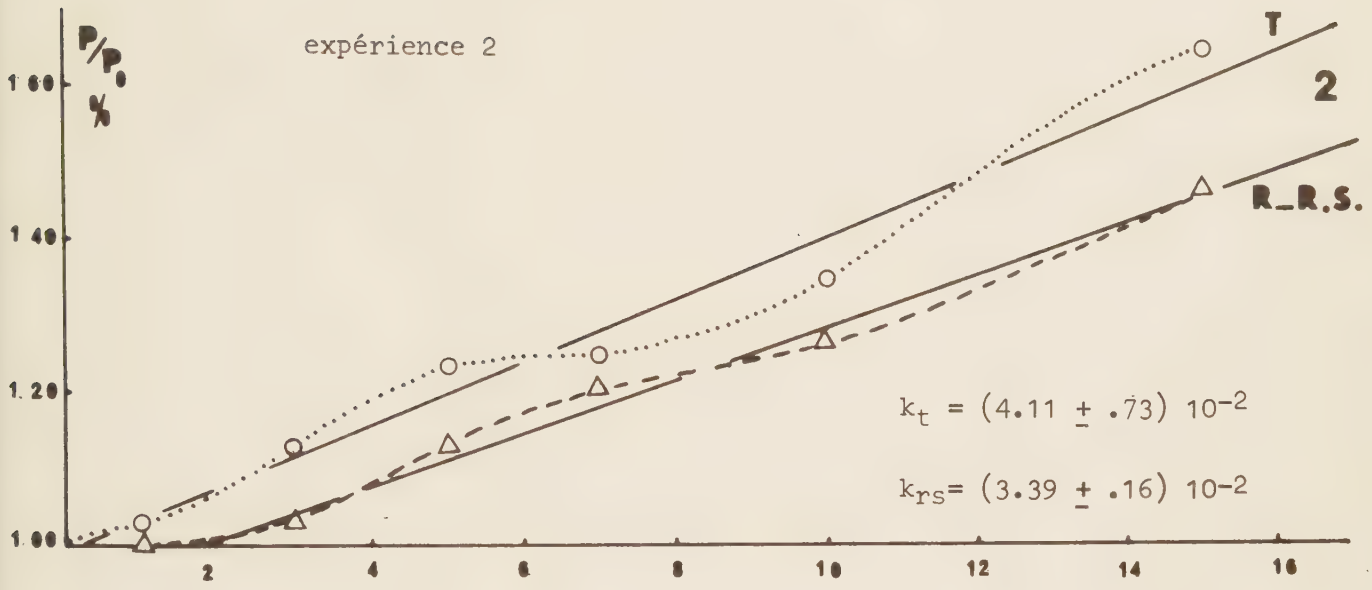


Fig. 26 INFLUENCE DE LA TENEUR DES FEUILLES EN PHYTOCHROME PHOTOCONVERTIBLE SUR LA PRISE DE POIDS DE DISQUES FOLIAIRES EN LUMIERE INCANDESCENTE (14.000 lux, 20°C)

- tabac variété Xanthi -



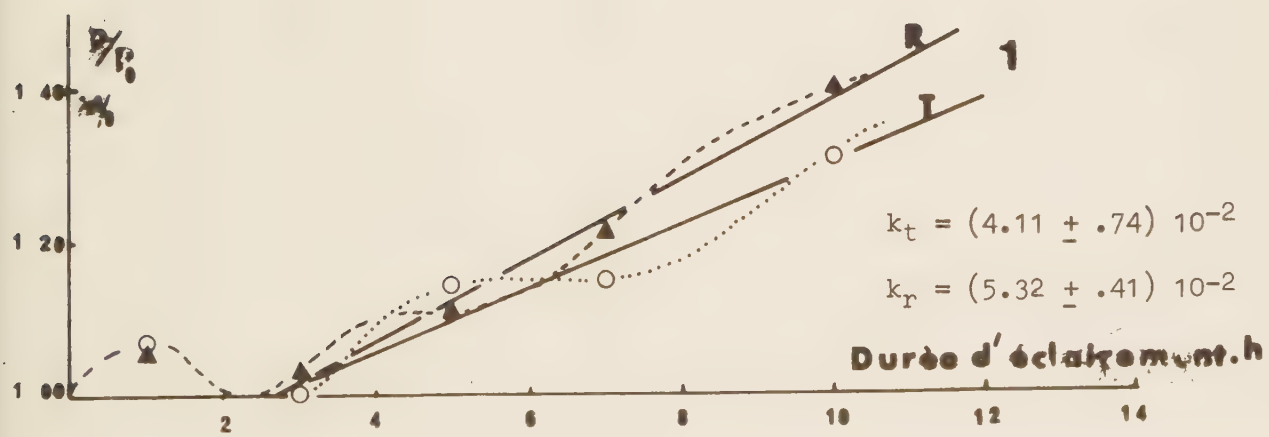
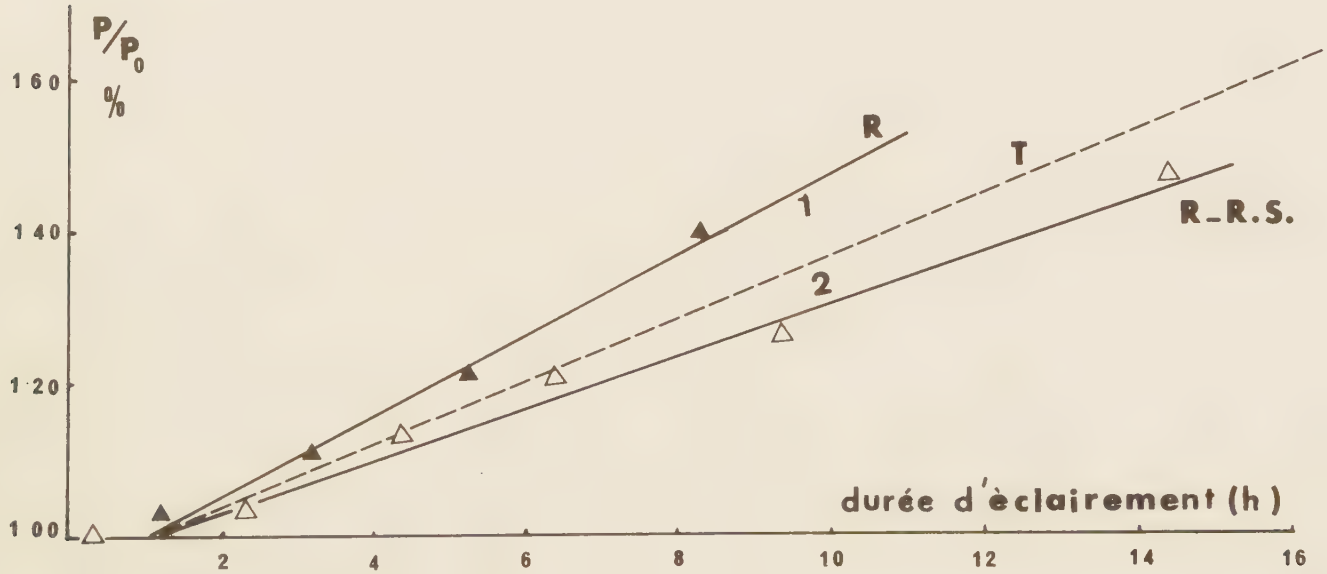


Fig.27 COMPARAISON DES DEUX EXPERIENCES DE LA FIG. 27 (PENTES)



Comparaison des régressions

expérience 1	$k_t = 4.11$	$k_r = 5.32$	$< .20$
expérience 2	$k_t = 4.11$	$k_{r-\bar{r}s} 3.39$	$< .10$
nulle		$< .005$	P

A N N E X E N°2 : TABLEAUX

TABLEAU 1

Identité des matériels (n° de code du laboratoire)

	matériel 1(1970)	matériel 2 (1971)	matériel 3 (1972)
♀ 2 n *	C.2055 (SJ XF)	C. 0621 (EXJ)	C. 0265 (S H)
♂ 4 n	C. 8012 TR65	C. 8066 TR 520	TR 555
F_1 3 n	C. 3429 (SJXF)XTR 65	C. 5214 (EJ)XTR 520	(SH) X TR 555

* présents en l'état de lignées homozygotes mâle-fertiles et des F1 mâle-stériles isogéniques; nos observations portent sur les F1 mâle-stériles, parents ♀ des hybrides 3n.

Tableau 2 — Rendements — essais comparatifs

	Années	Matériel 1			Matériel 2			Matériel 3		
		poids racine	Sucre	poids sucre	poids racine	Sucre	poids sucre	Poids racine	Sucre	poids Sucre
2n	1968	100^{a} 9.63* 41.5 T.h	100^{a} 3.55* 13.8%	100^{a} 10.79* 5.56 T.h						
	1971				100^{a} 8.78* 41.0 T.h	100^{a} 3.40* 19.65%	100^{a} 14.13* 8.07 T.h	100^{a} 17.76* 26.80 T.h	100^{a} 3.14* 18.5%	100^{a} 17.34* 4.96 T.h
	1972							$100^{a'}$ 17.62* 24.4 T.h	$100^{a'}$ 3.37* 19%	$100^{a'}$ 26.06* 4.64 T.h
3n	1968	107^{a}	93^{b}	104^{a}						
	1971				116^{b}	89^{b}	103^{a}	207^{b}	98^{ab}	204^{b}
	1972							$183^{b'}$	$102^{a'}$	$187^{b'}$
4n	1968	102^{a}	91^{b}	98^{a}						
	1971				109^{c}	87^{b}	94^{a}	191^{b}	95^{b}	182^{c}
	1972							$206^{c'}$	$97^{a'}$	$200^{b'}$
p.p.d.s.,%(seuil .05)		♀ 2n Hétérozygote			♀ 2n Hétérozygote			♀ 2n F1 Homozygote		

par colonne : les % affectés d'une même lettre ne sont pas significativement différents (.05).

Tableau. 3

Lignées	1 précocité	2 hauteur (tige princ.)	3 nbre épis/m^2	4 nbre grains/ épi	5 poids moyen grain	6 rendement moyen	segments de feuilles 7 poids initial (30seg. 2 cm) P_o	segments de feuilles 8 taux relatif d'assimilation * $k^{xx}=P_o^{-1}\frac{dP}{dt}$	
81-12	0	100=104 cm	100=528 ep/m^2	100=376	100= 37 mg	100= 33 q/ha	100=51.3 mg	3.60 %	
22-32	-1	103	82	115	115	104	134	-id-	
28-40	-8	92	78	135	98	96	121	-id-	type à gros grains
131-2	+8	71	125	89	80	53	99	-id-	type précoce***
p.p.d.s(.05)		1.7	12.9	20.6	4.9	1.1	6.0		type semi-nain

* lumière incandescente 14.000 lux

$F = \frac{1}{S}\frac{dP}{dt}$ $\quad^{xx}F = \frac{1}{d_o}k$

F = taux d'assimilation/cm^2 $\quad d_o$ = MS/cm^2

*** Les F_1 réciproques (28-40 ♀, 0 x 81-12 0, ♀) sont phénotypiquement différentes entre elles, et par rapport aux deux parents (précocité, tallage, nb grains/épi...)

TABLEAU 4 - F = f (I) - expérience 1

MATERIEL 1 - PLANTES DE SERRE (23 JOURS) (cf fig. 7a)

I W / m^2 (lum. incandes.)	F = mg de CO^2 dm^{-2}, h^{-1}		
	2n	3n	4n
2.22	0.12	0.16	0.13
14.72	0.71	0.75	0.70
35.33	3.10	3.63	3.36
62.06	5.40	5.38	4.12
105.39	(2.80)	-	9.10
130.28	(2.57)	(4.66)	(8.20)

TABLEAU 5 - F = f (I) - expérience 2

MATERIEL 1 - PLANTES DE SERRE (29 jours) (cf. fig. 8a)

I W / m^2 (lum. incandes.)	F = mg de CO^2. dm^{-2} .h^{-1}		
	2n	3n	4n
1.97	0.13	0.01	0.06
13.08	1.2	0.11	0.55
31.39	1.2	0.77	2.34
55.00	2.16	2.10	1.90
93.33	2.80	-	2.80
115.56	(2.6)	(0.66)	(4.6)

Les résultats entre parenthèses sont exclus de l'analyse des régressions.

TABLEAU 6

F = f (I) - expérience 3

matériel 1 - plantes de serre (35 j)

cf fig 8b

I W/m^2	mg de CO_2 . dm^{-2} . h^{-1}		
	2n	3n	4n
2.78	0.10	0.06	0.07
18.53	0.59	0.40	1.34
44.44	2.41	1.64	1.18
77.78	6.05	1.98	4.34
132.50	3.84	6.37	4.14
163.61	(5.96)	(2.25)	(3.77)

TABLEAU 7

F = f (I) - expérience 4

matériel 1 - plantes adaptées au milieu naturel

(35 jours serre + 23 jours en champs) (cf. fig. 7b)

I W / m^2	F = mg de $CO^2.dm^{-2} .h^{-1}$		
	2n	3n	4n
2.13	0.65	0.28	0.27
14.28	1.24	0.98	1.04
34.25	4.16	3.50	3.62
60.14	8.08	7.46	6.64
102.14	10.50	10.63	8.95
126.28	13.14	13.04	12.11

TABLEAU 8

Teneurs en chlorophylle - matériel 1 (mg / cm^2)

Plantes de serre (35 j.) - cf fig 8b

	a	b	a/b	a+b
2n	3.1	1.7	1.8	4.8
3n	3.1	1.7	1.8	4.8
4n	3.5	1.6	2.1	5.1

23 jours après la transplantation en champ - cf fig. 7b

	a	b	a/b	a+b
2n	3.5	2.1	1.7	5.6
3n	3.1	1.6	1.8	4.7
4n	3.5	2.1	1.7	5.6

TABLEAU 9 : Le nombre de chloroplastes épidermiques des cellules stomatiques et normales par .33 cm^2 (3 champs d'observation de .11 cm^2 par résultat)

2n		3n		4n	
Cellules stomatiques	Cellules normales	Cellules stomatiques	Cellules normales	Cellules stomatiques	Cellules normales
237 (15)	417 (38)	125 (6)	752 (38)	158 (6)	503 (17)
213 (16)	418 (38)	208 (9)	657 (34)	115 (4)	503 (23)
198 (12)	443 (36)	156 (7)	622 (34)	172 (6)	644 (29)
278 (17)	412 (45)	161 (7)	572 (31)	136 (5)	544 (24)
210 (13)	413 (33)	192 (9)	598 (24)	192 (6)	553 (22)
171 (10)	433 (30)	189 (9)	615 (34)	241 (10)	662 (30)
193 (13)	354 (42)	151 (7)	517 (22)	184 (0)	483 (25)
115 (8)	407 (40)	138 (6)	544 (29)	162 (6)	486 (21)
193 (11)	393 (37)	142 (7)	633 (41)	242 (7)	479 (26)
157 (10)	457 (34)	151 (7)	527 (25)	203 (10)	466 (27)
196.5	414.7	161.3	603.7	180.5	532.3

entre parenthèses : nombres de stomates ou de cellules

TABLEAU 10 : DENOMBREMENTS DE CELLULES ET DE CHLOROPLASTES DANS L'EPIDERME FOLIAIRE

MATERIEL 1 - FEUILLES NEOFORMEES (cf. texte)

(moyennes des résultats du tableau 9)

	Cellules stomatiques			Cellules épidermiques normales			Nombre total de chloroplastes par cm^2	Nombre total des cellules stomatiques et normales par cm^2
	Nombre de stomates par cm^2	Nombre de chloroplastes par stomate	Nombre total de chloroplastes par cm^2	Nombre de cellules normales par cm^2	Nombre de chloroplastes par cellule normale	Nombre total de chloroplastes par cm^2		
2n	37.88 ± 2.24	15.72 ± 2.03	595.45 ± 39.42	113.03 ± 5.03	11.12 ± 2.78	1256.67 ± 51.12	1852.12 ± 45.27	151 ± 3.39 (162 %)
3n	22.42	21.80	488.79	94.55	19.34	1829.39	2318.18	117 (126 %)
4n	20.00	27.35	546.96	73.94	21.82	1613.03	2159.99	93 (100 %)
p.p.d.s. 5 %	6.39	5.76	112.66	14.37	7.94	146.12	129.39	7.17
1 %	8.58	7.73	-	19.23	10.64	195.57		

TABLEAU 11

Poids sec / cm^2 des feuilles actives matériel 2 - plantes de champ de 4 mois $\frac{1}{2}$ (observation du 7 - 8)		
2n	137 %	6.30 $\pm$ .06 mg . cm^{-2}
3n	107.8 %	4.96 $\pm$ .06
4n	100 %	4.60 $\pm$ .06
p.p.d.s.	seuil .05	3.7 %
	seuil .01	4.8 %

TABLEAU 12

Sens de la phyllotaxie (stade cotyledonnaire) matériel 2				
	G	D	Total	X^2
2n	28	11	39	8.30 (S)
3n	45	32	77	2.18 (N.S)
4n	77	103	180	3.48 (S)

TABLEAU 13 a : REPARTITION DE L'ASSIMILATION POUR UNE PLANTE MOYENNE
(Moyennes de 3 échantillons de 15 plantes, par prélèvement) cf. fig. 18 à 20

	- FEUILLES - poids frais (g) et teneur en eau (%)								- FEUILLES - poids sec (g)							
2n	116 (92%)	370 (42)	542 (89)	744 (89)	923 (90)	587 (83)	566 (82)	375 (81)	9.4	28.1	56.9	78.2	92.4	98.2	98.9	66.3
3n	243 (92)	560 (93)	788 (91)	990 (91)	1035 (91)	831 (86)	898 (86)	448 (82)	19.7	44.0	68.8	92.7	102.9	122.7	132.4	81.3
4n	264 (92)	480 (92)	597 (93)	919 (91)	1013 (91)	767 (86)	818 (85)	480 (81)	23.2	37.4	55.0	80.0	92.3	108.7	123.6	87.5
DATES	16.6	30.6	18.7	2.8	16.8	5.9	20.9	10.10	16.6	30.6	18.7	2.8	16.8	5.9	20.9	10.10
2n	11 (80%)	45 (80)	131 (77)	199 (80)	279 (82)	317 (75)	419 (76)	278 (75)	1.6	7.7	26.9	38.2	51.3	75.6	99.5	70.0
3n	33 (83)	141 (86)	299 (81)	449 (82)	578 (83)	741 (78)	862 (78)	560 (75)	4.7	22.1	55.8	77.8	102.5	159.4	189.7	132.5
4n	45 (88)	130 (85)	273 (78)	489 (83)	543 (83)	709 (79)	844 (79)	628 (76)	6.3	15.0	56.7	81.3	92.7	147.0	176.8	147.5
	- RACINE - Poids frais (g) et teneur en eau (%)								- RACINE - Poids sec (g)							

TABLEAU 14

Nombres de feuilles à deux dates

matériel 3 - plantes de champ - semis 24 3

	18 - 7	2 - 8	différence (15 jours)	plastochrone
2n	22.84 ± 48	28.86 ± 48	6.02	2 j 12 h
3n	23.82	30.52	6.70	2j 5h 20'
4n	24.77	31.77	7.00	2j 5h 10'
p.p.d.s (.05)		1.32		

TABLEAU 15 : M.V. et M.S. / CM^2 DES FEUILLES ACTIVES (mg)

MATERIEL 3 - PLANTES DE CHAMP - OBSERVATIONS DU 14 - 7

	7e	8e	9e
2n	25.27 ± 0.46 (4.00) 84 %	27.58 ± 0.46 (4.29) 84 %	25.56 ± 0.46 (4.25) 83 %
3n	50.68 (6.56) 87 %	56.67 (8.84) 84 %	60.83 (8.70) 86 %
4n	36.18 88 % (4.21)	37.77 87 % (4.80)	42.72 82 % (7.54)
p.p.d.s. sur M.V.	5 % 1.28 1 % 1.68		M.V. (MS) eau %

échantillon de 20 rondelles de 2.54 cm^2, pour une plante par variété

(feuilles prélevées à 10 H)

Densité résiduelle des feuilles actives, au 30.7

2n 7.04 mg/cm^2

3n 6.85 mg/cm^2

TABLEAU 16 : MV / CM^2 DES FEUILLES ACTIVES (mg)

- MATERIEL 3 - PLANTES DE SERRE

	7e	8e	9e
2n	27.28 ± .22	28.17 ± .22	23.97 ± .22
3n	24.72	22.55	26.29
4n	25.01	24.78	22.05
p.p.d.s.	5 % 0.60 1 % 0.79		

même échantillonnage que pour le tableau 15.

TABLEAU 17

Surface estimée des feuilles adultes (cm^2)

matériel 3 - observations du 14 - 7 ; cf tableau 15 fig 22 .

	7^e	8^e	9^e
2n	171	177	189
3n	148	147	131
4n	117	104	94

TABLEAU 18

Epaisseur des feuilles adultes

matériel 3 - observation du 15.9.1972.

2n	3n	4n
.229 ± .16	.299 ± .16	.321 ± .16
p.p.d.s .05 = .022 .01 = .029		

TABLEAU 19 a : RESULTATS DES TRAITEMENTS DE DEFOLIATION - MATERIEL 3 - VARIETE 3n -

Traitements	Poids de racines T/ha		Sucre %		Poids sucre T/ha	
	I	II	I	II	I	II
parcelles défoliées*						
1 depuis le 26.6	46.80	44.80	17.90	18.40	8.38	8.24
2 " " 21.7	48.00	44.00	17.90	20.20	8.59	8.89
3 " " 16.8	48.80	44.00	18.10	19.60	8.83	8.62
T Témoin*	44.37	43.85	19.30	19.40	8.61	8.46

* moyennes de 20 racines pour les parcelles défoliées et de 108 racines pour les parcelles non défoliées (témoin) - peuplement normal 8 plantes/m^2.

TABLEAU 19 b : ESSAI DE DEFOLIATION - MATERIEL 3 - VARIETE 3n - COMPARAISONS ENTRE MOYENNES DES TRAITEMENTS -

Traitements	Poids de racines T / ha	Sucre %	Poids de sucre T/ha*	Racines poids sec T/ha	Feuilles MV T/ha	Feuilles MS T/ha
parcelles défoliées						
1 depuis le 26.6	45.80	18.15	8.31 ^{a}	10.33	34.20 (69 %)	5.51 (69 %)
2 " 21.7	46.00	19.05	8.74 ^{b}	10.94	27.60 (56 %)	4.92 (62 %)
3 " 16.8	46.40	18.85	8.73 ^{b}	10.91	28.00 (57 %)	4.85 (61 %)
T Témoins	44.11	19.35	8.54 ^{a,b}	10.85	49.33(100 %)	7.99(100 %)
p.p.d.s. (.05)	2.74	1.40	.33			

* absence de différences significatives par rapport au témoin, pour une précision de l'ordre de 4 %.

TABLEAU 19 c : ESSAI DE DEFOLIATION - MATERIEL 3 - VARIETE 3n - ANALYSE DE VARIANCE -

Variation	deg.lib.	poids de racines T/ha variances	F	sucre % variances	F	poids de sucre T/ha variances	F
répétitions	1	16.02	11.40*	2.42	6.54	.0050	<1
traitements	3	2.04	1.45	.52	1.41	.0810	3.90
erreur	4	1.41		.37		.0208	

* significatif (seuil .05)

TABLEAU 20 : ESSAI COMPARATIF - MATERIEL 3 -

- COMPARAISONS DES MOYENNES VARIETALES -

Variétés	poids racine (T/ha)	sucre %	poids sucre (T/ha)
2n (inbred)	24.40^{a}	19.00^{a}	4.62^{a}
3n	44.11^{b}	19.35^{a}	8.54^{b}
4n	50.11^{c}	18.50^{a}	9.27^{b}
p.p.d.s. (.05) 2n - 4n*	3.73	1.24	1.16
2,4n - 3n*	3.99	1.51	1.42

indices a, b, c : dans chaque colonne, les moyennes affectées d'un même indice ne diffèrent pas significativement (P = 0.5)

* moyennes de 4 parcelles pour le 2n et le 4n et de 2 parcelles pour le 3n.

TABLEAU 21 : ESSAI COMPARATIF - MATERIEL 3 -

ANALYSE DE LA VARIANCE

Variation	deg.lib	poids racines (T/ha)		sucre %		poids sucre (T/ha)	
		variances	F	variances	F	variances	F
répétitions	3	5.73	<1	.88	2.32	.10	<1
variétés(2n,4n)	1	1322.50	142^{xx}	.50	1.32	43.29	127^{xx}
erreur	3	9.31		.51		.45	

xx significatif au seuil .01

Noter l'absence d'effets répétitions, l'analyse étant conduite sur les seules variétés 2n et 4n (4 répétitions) : les comparaisons peuvent être étendues à la variété 3n, présente dans deux répétitions (tableau 20).

TABLEAU 22

Essai comparatif - matériel 3 dimention des racines à la récolte				
	Longueur (cm)	Largeur (cm)	Volume réel (cm^3)	Rapport volume/cylindre externe *
2 n	21.69 ± 0.62	7.87 ± 0.28	385	38 %
3 n	25.99 ± 0.42	9.8 ± 0.32	859	44 %
4 n	26.60 ± 0.43	10.07 ± 0.32	936	38 %
* cylindre défini par la longueur et la largeur de la racine.				

Vu et permis d'imprimer :

ORSAY, le 13 février 1973

STEINBERG